Studien über das Welken von Blüthen und Laubsprossen.

Ein Beitrag zur Lehre von der Wasseraufnahme, Saftleitung und Transspiration der Pflanzen.

Von dem w. M. **Julius Wiesner.**

Über die Transspiration der grünen Vegetationsorgane liegen bekanntlich sehr zahlreiche und umfassende Untersuchungen vor. Hingegen ist über die Wasserverdunstung der Blüthen in der Literatur fast nichts zu finden. Da aber auch die Blüthenorgane nach dieser Richtung eine genauere Kenntniss erfordern, so versuchte ich, zunächst zu eigener Belehrung, durch einige Experimente über die hierher gehörigen Erscheinungen mir Klarheit zu verschaffen.

Ich lernte alsbald eine merkwürdige Thatsache kennen. Es welken nämlich an abgeschnittenen, belaubten Sprossen befindliche Blüthen in der Regel viel früher als gänzlich abgelöste Blüthen unter völlig gleichen äusseren Bedingungen.

Es stellte sich heraus, dass diese Erscheinung auf einer Rückleitung des Wassers zu den transspirirenden Blättern beruht.

Dies lenkte meine Aufmerksamkeit sofort auf die Frage, ob nicht auch von jungen Gipfelsprossen, wenn selbe von untenher nur ungenügend mit Wasser versorgt werden, ein Wasserstrom nach abwärts steige. Gleich das erste Experiment unterstützte diese Ansicht und leitete zu anderen Versuchen. Als ich nämlich lange, von der Pflanze getrennte, reich beblätterte Sprosse mit den jungen Gipfeln ins Wasser tauchte, erschlafften die Stengelenden, während die Blätter verdunsteten, und erst nach Vertrocknung des Laubes erlangten sie den ursprünglichen Turgor.

So wurden, obgleich anfänglich nur die Absicht vorlag, das Welken der Blüthen zu studiren, auch die jungen Sprosse in den Kreis der Untersuchung gezogen. Die Prüfung untergetauchter Sprosse gab aber die weitere Anregung, die noch immer nicht klaren Verhältnisse der Wasseraufnahme seitens grüner Vegetationsorgane experimentell genau kennen zu lernen. Die gewonnenen Resultate drängten aber sofort, den noch immer falsch oder doch einseitig beurtheilten Einfluss des durch die Blätter aufgenommenen Wassers auf die Vegetation zu erörtern. Auch dabei ergaben sich neue Thatsachen und Gesichtspunkte.

Diese Studien riefen mir eine vor einigen Jahren durch Friedr. Haberlandt festgestellte, aber physiologisch und biologisch noch nicht ausgewerthete Thatsache in Erinnerung, die nämlich, dass unter Wasser getaucht gewesene Blätter, obgleich sie wasserreicher als normale sind, doch rascher ihr Wasser an der Luft verlieren als diese. Unwillkührlich wurde ich auf die Frage geleitet: Wie verhalten sich untergetaucht gewesene und dann abgelöste Sprosse; wie benetzt gewesene und hierauf im Verbande mit der Pflanze weiter vegetirende Sprosse? Es führte die Lösung dieser Frage zu einer merkwürdigen Thatsache: Mit Wasser in Berührung gestandene, grüne Pflanzentheile transspiriren eine Zeit hindurch stärker als von aussen trocken gehaltene und leiten während dieser Zeit das Wasser besser als diese.

Damit sind die Hauptpunkte bezeichnet, mit welchen sich die nachfolgenden Zeilen beschäftigen werden.

Es drängten sich aber ausserdem noch so viele Detailfragen auf, dass ich nicht auf alle eingehen und die aufgenommenen auch nur unvollständig lösen konnte. So wird die vorliegende Abhandlung, welche, wie ich glaube, einige nicht unwichtige neue physiologische Thatsachen und Anschauungen in strenger Begründung enthält, auch manche Beobachtungen wiedergeben, welche auf Vollständigkeit gar keinen Anspruch erheben, vielmehr, bloss aphoristisch gehalten, nur Anregungen zu weiteren Untersuchungen geben wollen.

Es sind dies namentlich jene Beobachtungen, welche sich auf die Mitwirkung der Transspiration beim Öffnen der Blüthen vieler Pflanzen, auf die mechanischen Vorgänge beim Welken und Eintrocknen der Blätter und Blüthen, auf die Beziehung von Thau

und Regen zum Pflanzenleben, endlich auf den an der Luft vor sich gehenden auffällig raschen Verfall des Pigments beim Welken gewisser anthokyanhältiger Blüthen beziehen.

I. Die Wasserabgabe der Blüthen im Vergleiche zu jener des zugehörigen Laubes.

Wenn man einen mit Blüthen und Laub besetzten Spross abschneidet und unter gewöhnlichen Verhältnissen dem Welken überlässt, so findet man in der Regel, dass die grünen Laubblätter früher welk werden, als die Blüthen, namentlich die Blumenkronen.

Ich habe hierüber sehr zahlreiche Beobachtungen angestellt und bezüglich der ausgesprochenen Regel nur verhältnissmässig wenige Ausnahmen aufgefunden, die ich weiter unten anführen und erklären werde.

Zur Illustration der Regel will ich nur die folgenden Beispiele anführen: *Trifolium pratense*, *Euphrasia officinalis*, *Anagallis arvensis*, *Lamium maculatum*, *Iberis amara*, *Veronica agrestis*, *Chrysanthemum hybridum*.

Wie spät das Welken der Blüthen im Vergleiche zu jenem des Laubes in vielen Fällen eintritt, soll durch folgendes Beispiel näher belegt werden. Ein turgescenter, mit Blüthen besetzter Spross von *Anagallis arvensis* L. (*α phoenicea*) wurde abgelöst und an einem Augustmorgen der Sonne ausgesetzt. Schon nach einer Viertelstunde war der über den Blüthen stehende, mit drei Blattwirteln besetzte Gipfel schlaff geworden. Nach einer weiteren Viertelstunde welkten auch diejenigen Blätter, in deren Achseln die Blüthen standen. Nach einer weiteren halben Stunde war sämmtliches Laub schlaff geworden. Der Versuch dauerte nunmehr eine Stunde und doch erschien die Blüthe noch völlig frisch. Anderthalb Stunden später zeigte sich an den Blüthen eine kleine Veränderung: die noch ganz frisch aussehende Corolle war nicht mehr flach, tellerförmig ausgebreitet, sondern etwas Weniges nach rückwärts geschlagen. Erst mehrere Stunden später zeigten die Blumenkronen ein deutliches Welksein.

An den Blüthen derselben Pflanze machte ich auch folgende interessante Wahrnehmung. Schneidet man mit noch ungeöffneten Blüthen versehene Sprosse ab, und setzt man sie der Sonnenwirkung aus, so verhält sich das Laub so wie im vorherbeschriebenen Falle, aber die Blüthen, obwohl an abgelösten und nicht mit Wasser in Berührung stehenden Sprossen befindlich, öffnen sich. Schon nach zehn Minuten erschienen die Blüthen halb geöffnet. Nach einer halben Stunde waren sie völlig ausgebreitet.

Es hat den Anschein, als würden die Blüthen vom Laube her Wasser empfangen und hiedurch geöffnet werden. Allein ich werde später zeigen, dass gerade das Umgekehrte der Fall ist, wenigstens in der Regel. Es beruht das Aufblühen bei *Anagallis* und manchen anderen Pflanzen auf einer Wasserabgabe, durch welche eine andere Vertheilung des Wassers in den Geweben der Blumenkrone eintritt, die zur Öffnungsbewegung führt, in der Weise etwa, dass die Innen-(Ober-)Seite der Corollblätter relativ mehr Wasser enthält, hier ein grösserer Turgor und in Folge dessen eine stärkere Spannung der Gewebe erzeugt wird, die in leicht ersichtlicher Weise zum Öffnen der Blüthen führen muss.

Ich habe noch an mehreren anderen Pflanzen, deren Blüthen bei sehr feuchtem Wetter geschlossen sind, ein ähnliches Verhalten bemerkt, z. B. bei *Bellis perennis*, *Cichorium Intybus*, *Sonchus oleraceus*, *Veronica agrestis*, *Gentiana Amarella*. Bricht man beispielsweise ein Blüthenköpfchen von *Bellis perennis* ab, so öffnet sich, während der Stiel welkt, dasselbe, selbst bei ziemlich grosser relativer Feuchtigkeit der Luft, und einer Temperatur von 14 bis 15° C., nicht aber *Anagallis*, welches erst bei directer Besonnung unter diesen Verhältnissen sich öffnet. Ein näheres Eingehen auf die Frage über das Öffnen der Blüthen liegt nicht in meiner Absicht.

Diese kleine Abschweifung dürfte aber doch nicht ganz überflüssig gewesen sein. Die mitgetheilten Thatsachen sprechen wohl sehr deutlich dafür, wie wenig die Blumenkrone im Vergleiche zum Laube bei Wasserabgabe leidet.

Auch werde ich weiter unten die hier berührte Erscheinung des Öffnens transspirirender Blüthen mit einer anderen Erscheinung in causalen Zusammenhang zu bringen im Stande sein, was zu einer in biologischer Beziehung wichtigen Auffassung führen wird.

Bei mancher Pflanze hat es den Anschein, als würden die Blüthen früher welken als das Laub, z. B. bei *Euphrasia officinalis, E. Odontites* etc. Hier erschlaffen nämlich die zarten Blüthenstiele und Blüthenspindeln sehr bald, die ganze Inflorescenz eines abgeschnittenen Sprosses erscheint desshalb nach kurzer Zeit welk; aber die Blüthen erhalten sich länger frisch als die Blätter.

Bei allen jenen Pflanzen, deren Blüthen an abgeschnittenen Sprossen früher welken als das Laub, ist die Wasserabgabe der Blüthen im Vergleiche zu der des Laubes eine geringe.

Über diesen Gegenstand finden sich in der älteren Literatur folgende Angaben. Guettard[1] verglich die Transspiration des Laubes mit jener der Blüthen beim Stechapfel, einer *Spiraea* (à feuilles crénelées) und beim Gartenmohn. Er fand, dass bei gleichem Gewichte von frischen Blüthen und Blättern die ersteren weniger Wasser in gleichen Zeiten und unter gleichem Verhältnisse abgeben als die letzteren.

Rechnet man die von ihm angeführten auf die Stechapfelpflanze bezüglichen Daten um, so ergibt sich, dass die Blätter bei gleichem Gewichte mit den Blüthen etwa 7mal so viel Wasser aushauchen. Die Blätter der *Spiraea* transspiriren 4mal so stark als die Blüthen. Ähnliches fand er für den Gartenmohn.

Nach Senebier[2] transspiriren Blüthen viel weniger als Blätter (und Früchte) gleichen Gewichtes.

Schübler und Neuffer[3] bestimmten die Wassermenge eintrocknender Blüthen und Laubblätter. Es ergab sich, dass in einigen Fällen die Laubblätter, in anderen die Blüthen mehr Wasser abgaben.

Ich habe über das Verhältniss der Wasserabgabe von Blüthen und zugehörigem Laube zahlreiche Versuche angestellt und zwar mit Georginen, *Lycium barbarum*, Asterarten, *Trifolium pratense*, *Medicago sativa*, *Sonchus oleraceus* u. v. a., die alle im Wesentlichen übereinstimmende Resultate gaben, wesshalb ich mich hier mit der Wiedergabe der beiden folgenden Versuchsreihen begnügen will.

---

[1] Mémoire sur la transpiration insensible des plantes (Hist. de l'Acad. royal des sciences [2] Sec. Mem. 1749, p. 289.)

[2] Phys. vég. T. IV, p. 66.

[3] Inauguraldissertation, Tübingen, 1829.

Versuche mit *Medicago sativa.* Vier Blüthenköpfchen im Gewichte von 0·681 Grm. wurden mit einem Laubspross verglichen, der zehn Blätter trug. Von demselben waren die zum Parallelversuche verwendeten vier Blüthenstände abgetrennt worden; er wog nunmehr 2·257 Grm. Bis auf die drei obersten Blätter war das Laub vollkommen ausgebildet.

Wasserverlust:

	der Blüthen	des Laubsprosses
Nach 1 Stunde	2·5%	6.8%
4[1] Stunden	8·3 „ [2]	17·7 „ (Blätter schlaff geworden.)
20 „	39·0 „ (Blüthen etwas welk.)	55·2 „ (Laub fast vertrocknet.)

Die Temperatur schwankte während des Versuchs zwischen 18·2—19·8° C., die relative Feuchtigkeit zwischen 67—72%.

Versuche mit der Georgine. Vorsichtig aus dem Köpfchen herausgenommene Blüthen im Gewichte von 1·150 Grm. wurden mit zwei Laubblättern im Gewichte von 1·842 Grm. verglichen.

Wasserverlust:

	der Blüthen	der Laubblätter
Nach 1 Stunde	1·9%	5·9%
3 Stunden	3·7 „	9·4 „
8 „	9·9 „	13·8 „ (schlaff).
24 „	39·2 „ (einzelne Blüthen am Rande eingerollt, sonst frisch aussehend.)	52·1 „ (stark gewelkt, Beginn des Vertrocknens.)

Es schwankte die Temperatur während des Versuches zwischen 18·2—19·2° C., die relative Luftfeuchtigkeit zwischen 63 und 70%.

Versuche mit *Chrysanthemum hybridum.* Die Blüthen dieser bekannten Zierpflanze sind, wie ich finde, durch auffällig

---

[1] Diese und alle nachfolgenden Zahlen beziffern den Gesammtverlust an Wasser, bezogen auf das Anfangsgewicht der Blüthen, beziehungsweise des Laubsprosses.

[2] Vom Beginne des Versuches an gerechnet.

spätes Welken ausgezeichnet. Obwohl die Corollen weich und nichts weniger als derb sind, so halten sich die Blüthenköpfe ausserordentlich lange frisch. Ich habe Sprossen von der Pflanze losgelöst und in einem trockenen Raum bei einer Temperatur von 17—22° C. so lange liegen gelassen, bis ein Welken der Blüthe ersichtlich wurde. Am zweiten Tage nach Beginn des Versuchs wurde das Laub welk, am vierten Tage trocken und zerreiblich, die Blüthen erschienen noch ganz frisch und erhielten sich so bis zum neunten Tage!

Abgeschnittene[1] Blüthenköpfe verloren bei 18·5—20·7° C. und einer relativen Feuchtigkeit von 53—64%:

in der 1.	Stunde	0·18%
„ 2.	„	0·24 „
„ 3.	„	0·18 „
„ 4.	„	0·21 „
„ 5.	„	0·13 „
„ 6.	„	0·20 „

also innerhalb sechs Stunden blos etwas über 1 Percent, auf Anfangsgewicht der Blüthenköpfe reducirt, mithin weniger als die Georginenblüthe in einer Stunde abgibt. Dass auch hier die Wasserabgabe der Blüthen weit geringer ist als die des Laubes, bedarf keines weiteren Nachweises.

Aus diesen und mehreren anderen, hier nicht weiter zu erwähnenden Versuchen ergibt sich, dass Pflanzen, bei welchen am abgelösten Sprosse die Blüthen später welken als das Laub, erstere im frischen Zustande weitaus weniger transspiriren als letzteres. Dies ist auch nach meinen Beobachtungen der gewöhnliche Fall.

So weit stimmen meine Beobachtungen mit denen meiner Vorgänger überein.

---

[1] Die Blüthenköpfe wurden abgeschnitten und die Schnittfläche mit Jolly'schem Kitte verschlossen. Bei einem Parallelversuch, in welchem der Verschluss der Schnittfläche unterblieb, erhielt ich eine so unmerkliche Abweichung von dem früheren Resultate, dass die durch die Schnittfläche stattfindende Wasserabgabe, wahrscheinlich in Folge rascher Eintrocknung der durchschnittenen Gewebe, als eine verschwindend kleine angesehen und in vielen Fällen vernachlässigt werden darf.

Es gibt aber Pflanzen, bei welchen das umgekehrte Verhalten vorkommt, und zwar, wie wir gleich sehen werden, aus zweierlei Ursachen.

Als charakteristische Beispiele führe ich *Lupinus albus* und *Sedum fabaria* an.

Versuche mit *Lupinus albus*. Zwölf losgelöste Blüthen wurden mit vier völlig ausgebildeten Blättern verglichen. Erstere hatten ein Lebendgewicht von 2·064, letztere von 2·499 Grm.

Wasserverlust:

	der Blüthen	der Blätter
Nach 1 Stunde	5·2%	5·0%
„ 2 Stunden	8·9 „	9·1 „
„ 4 „	14·1 „ (Blüthen schlaff.)	16·4 „ (Blätter ganz schlaff.)
„ 26 „	61·5 „ (Blüthen sehr stark gewelkt aber wenig runzelig.)	70·4 „ (Blätter runzelig, vertrocknend.)

Die Blüthen welkten am abgeschnittenen Sprosse entweder gleichzeitig oder etwas später, oder sogar früher als das Laub.

Temperatur und Luftfeuchtigkeit waren bei dieser Reihe die gleichen, wie in dem mit der Georgine angestellten Versuche.

Versuche mit *Sedum fabaria*. Zum Experimente dienten drei abgelöste Blätter im Gewichte von 2·310 Grm. und zwei Blüthenstände, welche 1·230 Grm. wogen.

Wasserverlust:

	der Blüthen	der Blätter
Nach 2 Stunden	1·6%	1·9%
„ 5 „	3·6 „	4·1 „
„ 7½ „	4·9 „	5·4 „
„ 24 „	10·9 „	9·7 „
„ 32 „	14·1 „ (Beginn des Verwelkens.)	11·6 „
„ 48 „	17·2 „	14·3 „ (Spur von Erschlaffung.)
„ 72 „	23·3 „	18·5 „
„ 96 „	28·0 „ (Allgemeines Welkwerden.)	23·5 „ (Deutliche Erschlaffung, Bildung von Querrunzeln an der unteren Seite der Blattspitze.)

Die Temperatur bewegte sich bei diesem Versuche zwischen 17—19·5° C., die Luftfeuchtigkeit zwischen 65—74%. Die Blüthen welkten, wie man aus der Tabelle ersieht, früher als die Blätter.

Wie dieses Beispiel lehrt, gibt es auch Pflanzen, bei welchen an abgeschnittenen Sprossen die Blüthen gleichzeitig mit dem Laube, ja sogar noch früher welken als dieses. Es sind dies solche Pflanzen, deren Blüthen entweder relativ sehr stark transspiriren *(Lupinus albus)* oder deren Blätter bei gewöhnlicher Transspiration der Blüthen eine sehr geringe Wasserverdunstung erkennen lassen *(Sedum fabaria)*.

Dass in der Regel die Blüthen schwächer als das Laub transspiriren, geht aus den mitgetheilten Versuchen mit grosser Sicherheit hervor. Man könnte allerdings bezüglich dieser Versuche verlangen, dass die Transspirationswerthe auf gleiche Oberfläche des Organs reducirt sein sollen, während in den vorstehend mitgetheilten Daten bei der procentischen Berechnung des Wasserverlustes bloss auf gleiches Spross- und Blüthengewicht Rücksicht genommen wurde. Da aber die zarten Blüthenblätter im Vergleiche zu ihrer Masse eine grosse Oberfläche besitzen, so ist leicht einzusehen, dass bei Reduction auf gleiche Fläche die Transspirationswerthe für die Blüthen im Vergleiche zu jenen der Blätter noch weit geringer ausfallen, mithin die Differenzen zwischen diesen Werthen noch grössere sein müssten.

Sehr auffällig erscheint es, dass ein deutliches Welkwerden der Blüthen erst bei höheren Wasserverlusten sich bemerkbar macht, als bei Blättern. Es lässt sich dies wohl nur unter der Annahme einer gleichmässigeren Zusammenziehung der Blüthenblätter im Vergleiche zu den Laubblättern begreifen. Diese Annahme erscheint auch gerechtfertigt, wenn man sich die anatomischen Verhältnisse dieser Organe vergegenwärtigt. Es besteht das Corollblatt im Ganzen aus viel homogeneren Elementen als das Laubblatt. Beim ersten treten die Gefässbündelelemente stark in den Hintergrund und die überwiegende Mehrzahl der Elemente trägt einen parenchymatischen Charakter. Es sind desshalb die Spannungsverhältnisse der Gewebe gewiss gleichartiger als beim Laubblatt, in welchem sich vor Allem ein schärferer

Unterschied in der Gewebespannung zwischen Oberhaut und Parenchym zu erkennen gibt als im Blüthenblatt und zudem die vergleichsweise starren Elemente des Gefässbündels schwer ins Gewicht fallen.

Es schien mir nicht uninteressant, zu prüfen, welche Volumcontraction die Blüthe bei der Verdunstung erleidet. Über die Zusammenziehung der Laubblätter verdanken wir Fried. Haberlandt[1] einige sehr interessante Versuchsreihen. Der genannte Forscher hat die Oberfläche von ganz turgescenten Blättern sofort und hierauf nach kurzem Welken, endlich wenn es sich um die im lufttrockenen Zustande erfolgte Contraction handelte, gemessen, nachdem die Blätter zwischen Fliesspapier unter schwachem Drucke, welcher weder zu gross war, um eine Quetschung, noch zu gering, um eine Faltenbildung zu ermöglichen, getrocknet worden waren. Es stellte sich dabei heraus, dass die Blätter der Sonnenblume nach halbstündigem Welken in der Sonne um mehr als 13% an Oberfläche abnahmen. Bei vollkommenerem Eintrocknen (Lufttrockenwerden) vermindert sich die Oberfläche bei verschiedenen krautartigen Pflanzen um 20·1—41·8%. Nur bei ganz jugendlichen Blättern beträgt der bei Eintrocknung eintretende Oberflächenverlust über 50%.

Ich habe zunächst Versuche mit den Blüthen und Blättern der Georgine angestellt, welche zeigen, dass die Contraction der ersteren im Vergleiche zur letzteren eine sehr grosse ist.

Die fast flachen Randblüthen wurden mit einer Glasplatte bedeckt und auf letztere die Contouren der Corollen nach bestimmten Zeitintervallen markirt. In ähnlicher Weise wurde bei den Blättern vorgegangen. Die durchschnittliche Oberfläche einer Blüthe (Corolle) betrug 582 □ Mm. Nach zweistündigem Welken verloren die Blüthen durchschnittlich (bei 17—19° C.) 5% an Volum, nach 24 Stunden 38·4%. Dabei war der Rand der Krone noch völlig ungeschrumpft, die Blüthe noch saftig, obwohl schon etwas schlaff. Nach zweistündigem Welken betrug die Oberflächen-

[1] Über Volumsveränderungen, welche frische Blätter beim Welken und Austrocknen erleiden. Wissenschaftlich-praktische Untersuchungen auf dem Gebiete des Pflanzenbaues. Herausg. von Prof. Friedr. Haberlandt Bd. II, p. 137 ff. Wien.

reduction des Laubblattes bloss eine 1—2% — bei der Kleinheit des Unterschiedes und der Rohheit der Methode liess sich eine genauere Ermittlung nicht vornehmen — nach 24 Stunden etwa 14—15%, nach vollkommener Eintrocknung an der Luft etwas weniger als 26%.

Nach vollkommener Eintrocknung betrug die Oberflächenzusammenziehung der Blüthe 51% der ursprünglichen Oberfläche, also mehr als an gewöhnlichen, und etwa so viel, als bei ganz jugendlichen Blättern constatirt wurde.

Ähnliche Resultate erhielt ich auch für die Corollblätter von *Pelargonium zonale* und *Pisum sativum*.

Aus einer vollkommen entwickelten Blüthe der ersteren wurde eines der schmalen Kronblätter herausgenommen, der Contour mittelst Pausepapier copirt und die Oberfläche bestimmt. Dieselbe betrug 230□ Mm. Nach vollständiger, bei möglichst geringer Belastung vorgenommener Eintrocknung fiel dieselbe auf 114□ Mm., was einem Verluste von circa 50% entspricht.

Von der Blüthe einer Erbse wurde ein Corollblatt (Flügel) genommen, dessen Oberfläche im frischen Zustande 244□ Mm. betrug, und in gleicher Weise, wie bei den anderen Blüthen getrocknet. Im lufttrockenen Zustande erschien die Oberfläche auf 112□ Mm. reducirt, was, auf die anfängliche Fläche bezogen, eine Verminderung von 54% ausmacht.

Es schien mir weiter interessant den Ursachen der beim Eintrocknen der Blüthen und Blätter stattfindenden Oberflächenverminderung nachzugehen. Selbstverständlich beruht dieselbe sowohl bei Laub- als Blüthenblättern auf Verminderung des Wassergehaltes; in beiden Fällen bleibt aber die Frage offen, in wie weit die Flächenreduction auf Aufhebung der Turgescenz und in wie weit dieselbe auf Verlust des Imbibitionswassers der Zellhäute zu stellen ist. Auf Verlust des in den turgorlos gewordenen Zellen auftretenden Zellsaftes soll hier nicht Rücksicht genommen werden, es ist auch klar, dass das Verschwinden des Zellsaftes unter der Voraussetzung, dass die Zellwände keine Verluste an Imbibitionswasser erleiden, auf die Volumsveränderung der Blätter keinen Einfluss üben kann.

Zur Entscheidung dieser Frage waren zunächst plasmolytische Versuche nothwendig; denn aus der beim Welken der Blätter stattfindenden Oberflächenreduction ist nicht zu entnehmen, wie viel auf die Aufhebung der Turgorausdehnung und wie viel auf Verlust des Imbibitionswassers zu stellen ist.

Da, so viel mir bekannt, bisher keine auf Laubblätter bezugnehmende plasmolytische Versuche vorliegen, so stellte ich hierüber einige Beobachtungen an, welche mit den, die Blüthenblätter betreffenden, in Vergleich gezogen werden sollen.

Ein turgescentes, vollkommen ausgebildetes, anscheinend nicht mehr wachsthumsfähiges Blatt von *Atropa Belladonna* wurde gemessen und dann in 10% iger Salzlösung völlig plasmolysirt. Die Oberfläche des frischen Blattes betrug 8085, die des völlig plasmolysirten Blattes 7484 □ Mm., was etwa einer Oberflächenverringerung von 10% — auf die Fläche des frischen Blattes bezogen — entspricht. Da das plasmolytisch gemachte Blatt nach der Auswaschung in Wasser und hierauf vorgenommener Trocknung zwischen Filterpapier unter geringem Drucke eine Oberfläche von 6443 □ Mm. annahm, so ergibt sich eine Gesammtreduction der Blattoberfläche beim Trocknen (bis zur Erreichung des lufttrockenen Zustandes) von 20·3%. Bei einem ausgebildeten Blatte von *Atropa* beträgt also die beim Eintrocknen stattfindende Oberflächenverringerung circa 20%, wovon die Hälfte auf Aufhebung des Turgors, die andere Hälfte auf Verlust des Imbibitionswassers zu stellen ist.

Ageratum mexicanum. Junges, entwicklungsfähiges Blatt. Oberfläche im frischen Zustande 864, im plasmolytischen 641, im getrockneten Zustande 513 □ Mm. Bei der Plasmolyse zieht sich also das Blatt um circa 26, bei der Eintrocknung um 40% zusammen. Hier kommt also mehr als die Hälfte auf Aufhebung des Turgors, etwas weniger als die Hälfte auf den Verlust der Wände an Imbibitionswasser.

Ein ausgebildetes, anscheinend nicht mehr wachsthumsfähiges Blatt mit einer Oberfläche von 3785 □ Mm., reducirt bei der Plasmolyse seine Oberfläche um 14·1, beim Eintrocknen um 30·2%. In diesem Falle wird die Aufhebung der Turgordehnung von dem durch Verlust des Imbibitionswassers herbeigeführten Effect sogar überwogen.

Dahlia variabilis. Kleines, anscheinend aber doch vollkommen ausgebildetes Laubblatt, nahe dem Blüthenköpfchen. Oberfläche im frischen Zustande 3389 □ Mm. Verkleinerung der Oberfläche in Folge Aufhebung des Turgors = 13·7, in Folge des Lufttrockenwerdens 25·9%.

Aus diesen und anderen Beobachtungen ergibt sich, dass bei der Volumsreduction der Laubblätter in Folge Austrocknens sowohl Aufhebung der Turgorspannung als Zusammensinken der Zellmembran in Folge Verlustes an Imbibitionswasser im Spiele sind und ist der auf erstere Weise erzielte Effect häufig im gleichen Grade ausschlaggebend, als der auf die letztere Art zu Stande gekommene Effect.

Es ist kaum zu bezweifeln, dass die Volumsreduction in Folge des Eintrocknens erst dann durch Verlust des Imbibitionswassers herbeigeführt wird, nachdem der Turgor der Zellen auf Null gesunken ist.

Ich lasse hier einige Beobachtungen über die Oberflächenverminderung plasmolytisch gemachter Blüthenblätter folgen:

Pelargonium zonale a) . .	25·2%
b) . .	23·9 „
Erbse (Flügel der Krone)	21·2 „
Kronblätter der Monatsrose	17·5 „
„ „ Fuchsia . .	13·9 „

Diese Resultate im Zusammenhalt mit den auf die bei der Eintrocknung der Blüthenblätter stattfindenden Flächenreduction bezugnehmenden, lassen annehmen, dass hier ganz ähnliche Ursachen thätig sind und in ähnlicher Weise am Effecte sich betheiligen, wie dies für die Laubblätter gefunden und oben mitgetheilt wurde.

II. Über den Eintritt des Welkens abgelöster Blüthen und solcher, die an laubtragenden abgeschnittenen Sprossen stehen.

Ich habe zuerst am Sonnenröschen *(Helianthemum vulgare)* folgende merkwürdige Erscheinung festgestellt. Wählt man zwei mit gleich aussehenden Blüthen besetzte Sprosse dieser Pflanze aus und trennt man an einem derselben die Blüthe, knapp unter

dem Kelche, ab, schneidet man den zweiten am Stengelgrunde ab, so findet man, dass die isolirte Blüthe länger frisch bleibt als die am laubtragenden Spross befindliche. Diese Erscheinung ist umso auffallender, als man von vornherein gerade das entgegengesetzte Verhalten vermuthen möchte. Man sollte nämlich glauben, dass die Blüthe sich vom Stengel her noch eine Zeit mit Wasser versorgen könne und dass auch die unterhalb der Blüthe angebrachte Schnittfläche die Wasserverdunstung und somit das Welken der isolirten Blüthe begünstigen müsse. Obgleich ich den Versuch — vielleicht zwanzigmal — wiederholte, erhielt ich doch immer das gleiche Resultat. Bei Prüfung anderer Pflanzen in dieser Beziehung kam ich alsbald zu dem Resultate, dass das geschilderte Verhalten sich oft noch in viel auffallenderer Weise zu erkennen gibt, als beim Sonnenröschen.

Ich habe eine sehr grosse Zahl von Pflanzen bezüglich des Welkens isolirter und an abgeschnittenen Laubsprossen befindlicher Blüthen geprüft und glaube es aussprechen zu können, dass bei der überwiegenden Mehrzahl der Pflanzenarten die ersteren später welken als die letzteren. Alle jene Pflanzen, bei welchen am abgeschnittenen Spross die Blüthen später welken als das Laub, zeigen auch das eben für *Helianthemum vulgare* geschilderte Verhalten Wenigstens trat mir bis jetzt keine Ausnahme entgegen. Auch besteht, wie ich später darlegen werde, eine sehr innige Beziehung zwischen beiden Erscheinungen.

Blüthen, welche relativ stark transspiriren, wie die von *Lupinus albus*, zeigen dieses Verhalten nicht oder doch sehr undeutlich. Hier welken die isolirten Blüthen ebenso rasch oder nur um etwas Weniges langsamer als die am abgelösten, beblätterten Spross befindlichen.

Blüthen von Gewächsen, deren Laub sehr schwach transspirirt, wie dies bei *Sedum fabaria* vorkömmt, welken sogar am Spross langsamer als im isolirten Zustande. Die isolirte Blüthe der genannten Pflanze erhielt sich durch vier Tage ebenso frisch wie die am abgelösten Laubspross befindlichen. Am fünften Tage begann aber die erstere schon zu

welken, was bei den letzteren deutlich erst am siebenten Tage zu bemerken war.

Pflanzen, welche sich wie *Lupinus albus* oder *Sedum fabaria* verhalten, bilden offenbar die Minderzahl. Im gewöhnlichen Falle, den ich nun eingehender erörtern will, welken also, selbstverständlich unter völlig gleichen äusseren Transspirationsbedingungen die isolirten Blüthen später als die am belaubten abgeschnittenen Sprosse stehenden.

Sehr auffällig zeigt sich das späte Welken abgelöster Blüthen bei der Sonnenblume *(Helianthus annuus)*. Isolirte Blüthenköpfe erhielten sich nach zwölfstündigem Liegen bei einer Temperatur von 17—19° C. und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 64—73% anscheinend noch ganz frisch, während an einem mit vier Blättern besetzten Vergleichsspross das Laub schon ganz welk und runzelig geworden war und die Corollen schon verschrumpft erschienen.

Abgelöste Blüthenstände von *Medicago sativa* waren nach 24 Stunden bei 14—17° C. und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 75—80% noch anscheinend ganz frisch geblieben, während der reichbeblätterte und mit zwei Blüthenköpfchen besetzte Vergleichsspross ganz welk geworden war. Ähnlich so verhält sich auch *Trifolium pratense*.

Zu einschlägigen Versuchen eignet sich ganz besonders die Gartenwinde *(Ipomoea purpurea)*, weil hier sowohl das Laub als die Blüthen rasch welken, die Erscheinung mithin in sehr kurzer Zeit schon constatirt werden kann. Ein mit fünf Blättern und zwei Blüthen besetzter Spross wurde abgeschnitten und mit zwei abgelösten Blüthen, während der Einwirkung directen Sonnenlichtes verglichen. Temperatur und Luftfeuchtigkeit konnten nicht bestimmt werden, da ich diesen Versuch am Lande anstellte, wo mir Apparate nicht zu Gebote standen. Nach einer halben Stunde war das Laub schon ganz welk geworden und die Blüthen begannen schon zu collabiren, während die isolirten Blüthen noch ganz frisch erschienen. Eine Viertelstunde später war der Unterschied zwischen den Blüthen ein sehr auffallender. Während die am Sprosse befindlichen Blüthen schon ganz zusammengesunken[1]

[1] Ich bemerke, dass isolirte und an abgeschnittenen Sprossen stehende Blüthen dieses Windlings sich nicht, wie die an der bewurzelten Pflanze stehenden, sofort beim Welken einrollen, sondern vorerst collabiren.

waren, hatten die abgelösten noch ihre ursprüngliche Gestalt und zeigten nur eine Spur von Erschlaffung.

Sehr merkwürdig verhält sich *Zinnia elegans*, da das Welken der Blüthen sich nicht nur wie gewöhnlich im Schlaffwerden und Einschrumpfen der Corollen, sondern auch durch starke Verfärbung der letzteren zu erkennen gibt. Es wurde ein abgelöstes Blüthenköpfchen mit einem zweiten verglichen, das an einem mit drei Blattpaaren besetzten abgeschnittenen Sprosse stand. Nach zwölf Stunden erschien ersteres völlig frisch und unverändert, letzterer welk, die Blüthenfarbe war aus Roth in ein Schmutzigviolett übergegangen, die Blätter des Sprosses waren schlaff geworden. Nach 24 Stunden zeigte ersteres eine Spur von Welksein und einen schwachen Farbenübergang aus Roth in Violett. Der Spross war in dieser Zeit trocken geworden und die Blüthen des verschrumpften Köpfchens hatte eine fahlbraune Färbung angenommen. Während des Versuchs herrschte eine Temperatur von 19—21° C. und eine Luftfeuchtigkeit von 58—64%.

Es gibt eine Varietät der *Zinnia*, deren Blüthen im frischen Zustande rothviolett gefärbt sind, im beginnenden Welken ziegelroth, dann ockergelb werden und erst bei beginnendem Vertrocknen eine schmutzig tiefbraune Farbe annehmen. Diese Varietät habe ich in Gärten häufig angetroffen. Sie eignet sich ganz besonders zu den genannten Versuchen.

Es sei hier noch kurz erwähnt, dass die Blüthen der *Zinnia* ihre ursprüngliche Farbe sehr lange erhalten, wenn sie unter Wasser gebracht oder rasch getrocknet werden.[1]

Gleichfalls sehr geeignet zu unserem Versuche ist *Lycium barbarum*. Ein frischer, reich beblätterter und mit eben geöffneten, lebhaft gefärbten Blüthen besetzter Spross wurde bei 16—18·5° C. und einer Luftfeuchtigkeit von 77—82% sich selbst überlassen. Nach neun Stunden waren Laub und Blüthen verwelkt, die letzteren alle missfarbig, graubraun. Unter denselben Verhältnissen

[1] Der rothe Farbstoff der Zinniablüthen ist, nach seinem Verhalten gegen Säuren und Alkalien zu schliessen, Anthokyan. Das beim Welken der Blüthe auftretende Pigment besteht aus gelben Stäbchen und Körnchen, welche sich reichlich erst beim Verwelken der Blüthe aus dem Zellsafte abscheiden.

zum Welken ausgelegte Blüthen blieben während dieser Zeit frisch und gut gefärbt. Von zwanzig zum Versuche genommenen abgelösten Blüthen waren bloss vier etwas blässer geworden. Nach vierundzwanzig Stunden, vom Beginne des Versuches an gerechnet, bei annähernd gleichen Temperaturs- und Feuchtigkeitsverhältnissen, erschienen die am Zweige befindlichen Blüthen ganz verschrumpft; die isolirten Blüthen hatten eine blässere Farbe angenommen, erschienen aber sonst noch ziemlich wohlerhalten. Erst vierzehn Stunden später waren auch sie ganz verfärbt und vertrocknet. [1]

Von anderen Pflanzen, welche zur Beobachtung des relativ späten Welkens abgelöster Blüthen sich gut eignen, nenne ich noch: *Helianthus tuberosus*, *Dahlia variabilis* (mit ungefülltem Köpfchen), *Phaseolus multiflorus*, *Viola tricolor*, *Aster Amellus*, *A. novi Belgii Nees*, *Scabiosa atropurpurea*, *Sucrisa pratenis*, *Iberis amara*.

---

[1] Die so rasche Zersetzung des Farbstoffes der *Lycium*-Blüthen könnte auf die Vermuthung bringen, dass hier ein ganz eigenthümliches Pigment vorliege. Ich habe aber schon vor längerer Zeit gezeigt, dass der Blüthenfarbstoff von *Lycium barbarum* Anthokyan sei. Die Blüthen werden durch Einwirkung von Alkalien blau durch Säure lebhaft roth. Der gewöhnliche Begleiter des Anthokyans, ein durch Alkalien sich gelb färbender, in der Regel in die Kategorie der eisengrünenden Gerbstoffe gehöriger Körper, kömmt hier nur spurenweise vor. Dies der Grund, warum die Blüthen von *Lycium* auf Zusatz von Alkalien nicht grün, sondern blau werden (S. Bot. Zeit. 1862, p. 390). Die Blüthenfarbe erhält sich an der bewurzelten Pflanze nur durch kurze Zeit, etwa einen Tag, und nur wenn das Wetter sehr feucht und regnerisch ist, etwas länger. Mit dem Vertrocknen der Blüthen verschwindet das Pigment. Die Blüthen lassen sich nach meinen Beobachtungen in der natürlichen Farbe doch 5—7 Tage erhalten, wenn man sie, sei es am Sprosse oder abgelöst, unter Wasser getaucht stehen lässt. Dass die Eintrocknung der Blüthen an sich nicht die Ursache der Entfärbung sein kann, geht schon daraus hervor, dass eine Anthokyanlösung sich ohne jede Farbenänderung zur Trockene eindampfen lässt. Aber auch folgende Beobachtung widerspricht dieser Auffassung. Im absolut feuchten Raume erfolgt, wenn auch langsam, die Verfärbung der Blüthen. Im Exsiccator geht selbstverständlich wohl das Vertrocknen, nicht aber die Entfärbung rascher von Statten. Ich bin den Ursachen der raschen Verfärbung der Blüthen dieser und der vorhergenannten Pflanze nachgegangen und komme auf diese Erscheinung noch im fünften Capitel zu sprechen.

Es kann nach den mitgetheilten Beobachtungen keinem Zweifel unterliegen, dass abgeschnittene Blüthen weniger Wasser verlieren als an abgeschnittenen belaubten Sprossen stehende Blüthen.

Am ungezwungensten erklärt sich diese Erscheinung unter der Annahme, dass die Laubblätter, welche unter den gegebenen Verhältnissen sich nicht vom Boden, überhaupt nicht von untenher mit Wasser versorgen können, den Blüthen das Wasser entziehen. Diese Erklärung findet ihre Begründung in dem Verhalten abgelöster und bis auf die Blüthen unter Wasser getauchter belaubter Sprosse.

Die Blüthen welken unter diesen Verhältnissen nicht früher als völlig abgelöste Blüthen. Da die unter Wasser versenkten Laubblätter kein Wasser verdunsten können, so ist ihnen die Möglichkeit benommen, dasselbe den Blüthen zu entziehen.

Als Beleg für diese Angabe hebe ich aus meinen diesbezüglichen Beobachtungen die folgende heraus, mit der Bemerkung, dass auch die mit anderen Pflanzen angestellten Experimente gleicher Art kein anderes Resultat geliefert haben.

Es wurden zwei möglichst gleiche mit Blüthen und Blättern besetzte Sprosse von *Aster novi Belgii* abgeschnitten. Der eine *(a)* war mit sechs, der andere *(b)* mit fünf völlig ausgebildeten Blüthenköpfchen besetzt; jeder trug 12 Seitenäste. *a* war mit 116, *b* mit 112 Laubblättern besetzt.

Von *a* wurden zwei Blüthenköpfe abgeschnitten und auf ein Drahtgeflecht gelegt, welches ein flaches, mit Wasser nahezu gefülltes Uhrglas bedeckte. So lagen die Blüthenköpfchen, dem Welken in der relativ feuchten Atmosphäre überlassen, ohne jedoch mit Wasser in Berührung zu sein. Der Spross *a* wurde bis auf die drei obersten Blüthenköpfe ganz unter Wasser versenkt. Die Blüthenköpfe ragten fast in gleicher Höhe über die Wasserfläche empor, desgleichen die Spitzen der obersten Laubblätter Das Laub war also am Transspiriren völlig verhindert. Der Spross *b* lag über einer mit Wasser gefüllten Schale, war also gleich den Vergleichsblüthen ebenfalls in einer relativ feuchten Atmosphäre.

Die abgelösten Blüthen seien der Einfachheit halber mit *c* bezeichnet.

Drei Viertelstunden nach Beginn des Versuches zeigten die Blüthen am Sprosse *b* bereits deutliche Zeichen des Welkens. Sie waren nämlich nach aussen eingerollt, so dass bei aufrecht gedachten Köpfchen jede Corolle eine nach oben convexe Krümmung darbot. Das Laub war schlaff geworden.

Eine Stunde später zeigte sich an den Blüthen des Sprosses *a* noch keine Veränderung, das Laub war selbstverständlich gleichfalls völlig turgescent. An *c* war noch keinerlei Änderung wahrnehmbar, aber die *b*-Blüthen waren schon völlig eingerollt.

Neun Stunden nach Beginn des Versuches waren die *b*-Blüthen völlig gewelkt, an den *a*-Blüthen liess sich absolut keine Veränderung wahrnehmen. Die *c*-Blüthen begannen sich etwas nach aussen einzurollen. Dass diese Blüthen etwas früher zu welken begannen als die *a*-Blüthen darf nicht Wunder nehmen und kann das Resultat nicht beeinflussen. Denn erstlich waren die *c*-Blüthen nicht in so feuchter Atmosphäre wie die *a*-Blüthen und zweitens konnten sie ja durch die unverschlossen gebliebene Schnittfläche wohl etwas Wasser abgeben, während die *a*-Blüthen sich von den versenkten Blättern her mit Wasser versorgen konnten.

Da es Pflanzen gibt, deren Blüthen sich in Folge eines erlittenen Transspirationsverlustes öffnen und an welchen die Blüthen Wasser an das von unter her nicht oder nicht genügend mit Wasser versorgte Laub abgeben, so scheint es bezüglich dieser Gewächse erlaubt, über die biologische Bedeutung des von den Blüthen nach abwärts gerichteten Transspirationsstromes folgende Ansicht auszusprechen.

Bei diesen Pflanzen wird das Öffnen der Blüthen durch die Rückleitung des Wassers von den Blüthen zu den Blättern hin befördert. Das zu den Blättern abwärts strömende Wasser kömmt — freilich nicht in erheblichem Grade — dem Laube zu Gute und ebenso den Blüthen, weil diese sich bei Wasserentzug öffnen.

Die Blüthen solcher Pflanzen öffnen sich also sowohl, wenn sie von unten her genügend mit Wasser versehen werden, als auch, wenn solche Pflanzen in den welkenden Zustand übergehen; im ersteren Falle in Folge directer Wasserabgabe an die Luft, im

letzteren Falle sowohl aus dieser Ursache, als auch wegen Wasserverlustes in Folge Saugung des Laubes.

Dass solche Blüthen im absolut feuchten Raume sich nicht öffnen können, ist nicht zu bezweifeln.[1] Zu untersuchen bleibt aber, ob hier nicht immer, wenn das Laub transspirirt, die Verdunstung der Blätter das Öffnen der Blüthen fördert, also auch dann, wenn die Blätter von unten her mit Wasser versorgt werden.

III. Wasserverlust der Sprossgipfel in Folge Transspiration der tiefer stehenden Blätter.

Die Erscheinung des raschen Welkens von an abgeschnittenen belaubten Sprossen befindlichen Blüthen und die diesem merkwürdigen Phänomen zu Grunde gelegte Erklärung hat auf die Vermuthung geführt, dass jüngeren mit noch wenig entwickelten Blättern besetzten Sprossgipfeln das Wasser durch ältere, stark transspirirende Blätter, welche Mangel an Wasser leiden, gleichfalls entzogen werden kann.

Würde der Gipfel eines mit jungen und älteren, stark transspirirenden Blättern versehenen Sprosses auch unter Wasser welk werden, oder überhaupt Wasser verlieren, so wäre meine Vermuthung gerechtfertigt.

Der Versuch gelingt auch in der That, sogar leicht, wenn nur auf einige Versuchsmassregeln Bedacht genommen wird. Taucht man einen mit zartem Gipfel versehenen, frisch abgeschnittenen Spross einer Weinrebe unter Wasser, während die herangewachsenen Blätter mit der Luft in Berührung stehen, so erschlafft der Gipfel, und zwar um so rascher, je günstiger die Bedingungen der Transspiration sind. Stellt man das Wassergefäss, in dem der Spross sich befindet, an die Sonne, so tritt das Welkwerden schon nach einer halben Stunde ein.

Man könnte das Welkwerden des Sprossgipfels als eine Wirkung des Wassers auf den jugendlichen Sprosstheil ansehen. Dies wäre aber eine gänzlich unrichtige Auffassung. Denn wenn man einen abgeschnittenen Spross der Rebe ganz unter Wasser

---

[1] Einige nachträglich mit Bellis perennis angestellte Versuche haben dies auch bestätigt.

taucht, so bleibt der junge Gipfel ganz straff, ja er erscheint genauer besehen, noch straffer als im Beginne des Versuchs, was sogar auf eine Aufnahme von Wasser durch das Hautgewebe des Stengels schliessen lässt. Ich werde weiter unten hiefür einen sehr klaren Beweis bringen.

Taucht man den Spross bis auf den Gipfel unter Wasser, so dass die grossen, ausgebildeten Blätter am Transspiriren verhindert sind, so bleibt er gleichfalls frisch.

Ich bemerke noch, dass die am schlaff gewordenen Gipfel stehenden jugendlichen Blätter sich gewöhnlich frisch zeigen, so dass man annehmen darf, dass sie durch die Transspiration der über dem Wasser stehenden Blätter in der Regel nicht oder nur in geringem Masse beeinflusst werden. Auf einige Ausnahmsfälle werde ich später hinweisen.

Schon diese Beobachtungen lassen mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen, dass stark transspirirende und von unten her mit Wasser nicht versorgte Blätter den jungen Sprossgipfeln, namentlich den Stengeln, das Wasser so weit zu entziehen vermögen, dass letztere ganz schlaff werden.

Aus vielen hierüber angestellten Versuchsreihen hebe ich die folgenden heraus, mit dem Bemerken, dass ich in keinem der anderen von mir untersuchten Fälle ein abweichendes Resultat erhalten habe.

Ein abgeschnittener Spross von *Rubus fruticosus*, der mit acht grossen, vollkommen entwickelten und mit drei noch ganz jungen, am sichtlich zur Weiterentwicklung befähigten Stammgipfel stehenden Blättern versehen war, wurde umgekehrt unter Wasser getaucht, so dass die ausgebildeten Blätter in die Luft ragten, bei einer Lufttemperatur von 21—22° C. und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 62—71%. Schon nach zwei Stunden war der Gipfel so welk geworden, dass er bei horizontaler Lage des Sprosses sich stark nach abwärts senkte, selbst wenn das adhärirende Wasser rasch durch Filterpapier beseitigt wurde. Nach zwölfstündigem Verbleiben im Wasser wurde er so lax, wie dies beim Welken an der Luft nie vorkömmt. Die grossen Blätter waren zu dieser Zeit nur etwas welk geworden. Nachdem die Blätter zu vertrocknen begannen, wurde der Sprossgipfel wieder etwas strammer.

Ein mit drei Blattpaaren versehener Spross der Georgine kam mit dem Gipfel unter Wasser. Als nach fünf Stunden nachgesehen wurde, zeigte sich der Stammgipfel schlaff, die untergetauchten jungen Blättchen frisch, die über dem Wasser stehenden Blätter welk. Vierundzwanzig Stunden später war der Gipfel wieder straff, die über dem Wasser stehenden Blätter aber völlig verwelkt, dem Vertrocknen nahe. Temperatur und Luftfeuchtigkeit wie im vorigen Versuche.

Einige *Lycium*-Sprosse wurden gänzlich unter Wasser versenkt, einige andere von annähernd gleicher Ausbildung aber bloss mit den jugendlichen Gipfeln eingetaucht. An den über dem Wasser befindlichen Aststücken standen je 15—28 ausgebildete Blätter. Die Temperatur betrug 18·5—19·8° C., die Luftfeuchtigkeit 58—64%. Nach vier einhalb Stunden zeigten sich die Gipfeltheile der halb untergetauchten erschlafft, die der gänzlich unter Wasser versenkten frisch.

Zahlreiche mit *Ampelopsis hederacea* unternommene Versuche gaben die gleichen Resultate wie *Vitis*. Das Erschlaffen der Sprossgipfel stellte auch hier sich desto schneller ein, je rascher die Blätter welkten.

Auch Sprosse von *Philadelphus* gaben gleiche Resultate. Ich hebe absichtlich auch diese Pflanze hervor, weil auch sie sich zum Versuche eignet, obgleich die Erschlaffung des Gipfels unter den gewöhnlichen Verhältnissen des Welkens bei dieser Pflanze im Vergleiche zu anderen mit längeren weicheren Internodien versehenen, nicht gerade sehr scharf hervortritt.

So wie die jungen Gipfel der Laubsprosse verhalten sich auch die noch weichen, wachsthumsfähigen Blüthenstiele.

Sehr geeignet zu den Versuchen erwiesen sich Blüthensprosse der Georgine. Stellt man beblätterte, mit Blüthenknospen versehene Sprosse dieser Pflanze umgekehrt ins Wasser, so dass das Laub mit der Luft in Berührung bleibt, so sieht man schon nach wenigen Stunden, dass die knospentragenden Stiele ganz schlaff werden. Dies währt so lange, als die Blätter transspiriren. Kommen dieselben bereits in starkes Welken oder beginnen sie bereits zu vertrocknen, so werden die Stiele vollkommen turgescent. Der Versuch wurde oftmals und stets mit dem gleichen Erfolge wiederholt.

Aus diesen Beobachtungen lassen sich folgende Schlüsse ableiten:

1. Theilweise unter Wasser getauchte abgeschnittene Sprosse entziehen mittelst der über dem Wasser stehenden transspirirenden Blätter den untergetauchten Sprossgipfeln, und zwar vornehmlich dessen Stengeltheilen, das Wasser gewöhnlich so reichlich, dass die Stengelenden ganz schlaff werden, wie beim Welken der Pflanze an der Luft.

2. Da die untergetauchten erschlafften Gipfel von dem Momente als die über dem Wasser befindlichen Blätter zu transpiriren aufhören — sei es weil sie an der Verdunstung verhindert werden, sei es, dass sie durch Vertrocknen zu Grunde gehen — wieder ihren Turgor gewinnen, so müssen die Gipfel fortwährend Wasser endosmotisch von aussen aufnehmen. Es wird also eine grössere Wasserquantität durch die Verdunstung der Blätter dem Stammgipfel entrissen, als es den Anschein hat, nämlich ausser einem Theile des im Stengel vorhandenen auch noch später endosmotisch aufgesaugtes Wasser.

Man sieht also, wie viel Wasser unter Umständen durch die Blätter den Stengeln entzogen werden kann.

Es wurden auch Wasserbestimmungen von erschlafften und wieder turgescent gewordenen Sprossen von mir vorgenommen, welche eine weitere Bestätigung der ausgesprochenen Sätze bieten sollten. Ich will dieselben aber nicht reproduciren, erstlich weil die mitgetheilten Beobachtungen mir genügend beweiskräftig erscheinen und zweitens, weil die vergleichenden Wasserbestimmungen von Zufälligkeiten stark beeinflussst sind: man hat ja bei der Auswahl der Vergleichssprosse nie die Gewähr, dass sie im Beginne des Versuches gleichen Wassergehalt hatten, und nur unter dieser Voraussetzung sind die Resultate vergleichbar.

Die bisher angeführten Beobachtungen wurden mit abgeschnittenen Sprossen gemacht. Es entsteht nun die Frage, ob die Schlüsse auch auf welkende Sprosse bewurzelter Pflanzen übertragen werden dürfen.

Es lässt sich nun durch den directen Versuch sowohl zeigen, dass welke Sprossgipfel bewurzelter Pflanzen Wasser endosmotisch saugen, als auch, dass die transspirirenden Blätter, wenn der Wasserzufluss von untenher aufhört, aus den jungen Sprossgipfeln Wasser ziehen.

Taucht man im Welken befindliche Sprosse bewurzelter Pflanzen z. B. von *Solanum nigrum, Ageratum mexicanum* unter Wasser, so wird man ein Straffwerden des Sprossendes bemerken, wenn die Blätter am Transspiriren gehindert sind, beispielsweise wenn sich das Laub unter Wasser oder im feuchten Raume befindet. Ist das Laub untergetaucht, und tritt in Folge dessen die Turgescenz des Sprossendes ein, so ist man nicht gewiss, ob die letztere Erscheinung durch die Blätter vermittelt wird oder auf directer Wasseraufnahme beruht, oder endlich — was nach den an abgeschnittenen Sprossen ermittelten Erfahrungen am wahrscheinlichsten ist — auf ein Zusammenwirken beider genannten Ursachen zu stellen ist. Da aber die untergetauchten Sprossgipfel auch dann ihren Turgor wieder gewinnen, wenn das Laub im absolut feuchten Raume sich befindet, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass der welkende Gipfel Wasser von aussen aufzunehmen im Stande ist, demselben also Thau und Regen zu Gute kommen.

Schneidet man von im beginnenden Welken befindlichen, bewurzelten Pflanzen an einzelnen Sprossen das Laub weg, und vergleicht man das Welken dieser Stengel mit jenem ähnlicher, aber noch mit Blättern versehener Sprosse, so ergibt sich, dass die Stengel der letzteren früher welk werden. Die Versuche wurden mit *Ageratum mexicanum, Solanum nigrum, Sambucus nigra* und zahlreichen anderen Pflanzen gemacht. Selbst bei der so schwer welkenden *Goldfussia isophylla* lässt sich der Versuch mit Erfolg durchführen. Man hat bei den Experimenten nur die Vorsicht zu gebrauchen, die Schnittflächen möglichst zu verschliessen. Ich fand es dabei am zweckmässigsten, bei Pflanzen mit sitzenden oder kurzgestielten Blättern den grössten Theil der Blattspreite wegzuschneiden und den Blattstummel mit einer dicken Lage von Jolly'schem Kitte zu verschliessen, bei Pflanzen hingegen mit langen Stielen, die Blätter bis auf etwa ein Centimeter abzutragen

und die am Stengel zurückbleibenden Stielreste mit einer dicken Kittschichte zu verschliessen. Bei mancher Pflanze, z. B. *Ageratum mexicanum*, bei welcher die abgeschnittenen Stiele rasch vertrocknen, ist nicht einmal diese Vorsicht nothwendig.

Endlich sei noch bemerkt, dass Blätter mit lange andauerndem Wachsthum der Spitze, z. B. Farnwedel, sich in Betreff des Welkens ähnlich so wie Sprosse verhalten.

Zum Versuche diente *Nephrolepis tuberosa*. Einige Wedel dieser Pflanze wurden abgeschnitten und mit den jungen noch saftigen Gipfeln unter Wasser getaucht. Die Wedelspitze wurde ganz welk. An völlig unter Wasser versenkten Wedeln trat kein Welkwerden der Spitze ein. Auch Wedel, die noch im normalen Verbande mit der Pflanze sich befinden, zeigten, wenn die Pflanze trocken gehalten wurde, ein gleiches Verhalten. Auch die Blätter von *Ailanthus glandulosa*, welchen bekanntlich ein lange andauerndes acropetales Wachsthum zukommt, verhalten sich bei diesen Versuchen in ähnlicher Weise. Hier zeigt es sich in auffälliger Weise, dass die jungen Endblättchen und das dazwischenliegende Stück des gemeinschaftlichen Blattstiels in gleicher Weise in Mitleidenschaft gezogen werden: so lange die älteren über Wasser befindlichen Blättchen transspiriren, wird das ganze junge Blattende schlaff, wenn erstere vertrocknen, aber wieder straff, ja straffer als im Beginne des Versuches.

Fasst man alle in diesem Capitel mitgetheilten Thatsachen ins Auge, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass das Wasser junger Stengelenden unter Umständen nach abwärts zu den transspirirenden Blättern sich bewegen kann. Dieser Fall tritt ein, wenn das Laub von unten her nur wenig oder kein Wasser erhält. Da die Sprossgipfel bei der mitgetheilten Versuchsanstellung nur dann das Wasser verlieren, wenn die Blätter transspiriren, so kann die vom Sprossgipfel nach abwärtsgehende Wasserbewegung nur auf Transspiration beruhen und es sind bei diesem Vorgange alle jene mechanischen Momente massgebend, welche den gewöhnlichen Verdunstungsstrom unterhalten.

Es sei schliesslich noch bemerkt, dass auch den Blüthenstielen bewurzelter Pflanzen durch transspirirende Blätter Wasser

entzogen werden kann, wenn den letzteren Wasser nicht genügend von unten her zugeführt wird.

Das Erschlaffen von Sprossgipfeln und Blüthenstielen — so häufig an Pflanzen, welche auf austrocknendem Boden stehen oder die in Folge starker Beleuchtung übermässig stark transspiriren, zu bemerken — beruht zweifellos häufig, vielleicht gewöhnlich auf der geschilderten Abwärtsbewegung des Wassers nach dem transspirirenden Laube hin.

IV. Das Welken und die Transspiration benetzt gewesener Sprosse.

Von Fried. Haberlandt ist folgende Thatsache zuerst mit aller Sicherheit constatirt worden. Wenn abgeschnittene Laubblätter für einige Zeit unter Wasser getaucht werden, so vertrocknen sie rascher als benetzt gebliebene Blätter. Dieses Factum erscheint um so auffallender, als die untergetauchten Blätter Wasser in nicht unbeträchtlicher Menge aufnehmen.

F. Haberlandt wurde zu der betreffenden Untersuchung durch einige Erfahrungen der Gärtner und Landwirthe geleitet. Es sollen nämlich im Regen geschnittene Blumen rascher welken als trocken geschnittene und im Thau oder kurz nach Regen gemähtes Gras schneller eintrocknen als trocken geschnittenes.

Über das Welken und Eintrocknen trocken und benetzt gewesener Blüthen hat F. Haberlandt keine Untersuchungen angestellt. Ich werde im nächsten Capitel darüber einige Daten bringen. In diesem Abschnitte soll die von dem genannten Forscher aufgefundene Thatsache in physiologischer Beziehung näher verfolgt werden.

Ich constatirte zunächst, dass abgeschnittene Sprosse sich genau so verhalten wie abgelöste Blätter. Es entsteht nun die Frage, wie sich Blätter und Sprosse, die sich noch in normalem Verbande mit der Pflanze befinden, verhalten, wenn sie unter Wasser gebracht und dann der Verdunstung ausgesetzt werden. Taucht man einen belaubten Spross (die betreffenden Versuche wurden mit *Atropa Belladonna*, *Mercurialis perennis*, *Dahlia variabilis*, *Ageratum mexicanum*, *Plantago Larpentae*, *Saxifraga sarmentosa*, *Zea Mays* u. m. a. ausgeführt) unter Wasser, schneidet man denselben dann nach einigen Stunden ab und lässt ihn an

der Luft welken, so verhält er sich nicht anders als ein abgeschnittener und ebenso lang untergetaucht gewesener Spross der Pflanze. Lässt man aber den untergetauchten Spross mit der Pflanze in Verband, so behält er seine Frische und Turgescenz. Hieraus folgt aber nicht nur, dass ein mit Wasser benetzt gewesener Spross stärker transspiriren muss als ein unbenetzter unter gleichen Verhältnissen befindlicher, sondern auch, dass er einen reicheren Wasserzufluss geniesst. Denn ein untergetauchter Laubspross gelangt bei längerer Einwirkung des Wassers in einen Zustand, in welchem er relativ viel Wasser abgibt, indem irgend welche, hier noch nicht näher zu erörternde Transspirationswiderstände geringer geworden sind. Wenn er nun trotzdem seine Frische und Turgescenz behält, so kann dies nur unter der Annahme verstärkter Transspiration und vermehrten Wasserzuflusses verstanden werden. Die nachfolgend mitgetheilten Versuche werden dieses merkwürdige Verhalten benetzter Sprosse noch näher erläutern.

Ich habe nach einer Pflanze gesucht, welche die angedeutete Erscheinung rasch zur Schau trägt, und fand eine solche in der in Gärten und als Topfpflanze so häufig cultivirten *Plantago Carpentae*.

Es wurden gleiche Sprosse eines im Topfe cultivirten Exemplars dieser Pflanze mit möglichster Sorgfalt ausgesucht und davon mehrere unter Wasser getaucht, einige sofort abgeschnitten und gleichfalls untergetaucht und die anderen einstweilen bloss markirt. Nach 24 Stunden wurden die untergetauchten mit der Pflanze in Verbindung gebliebenen Sprosse abgeschnitten, dessgleichen die trocken gebliebenen, markirten Zweige und folgende vergleichende Versuche angestellt.

1. Einer der im Verbande mit der Pflanze gebliebenen untergetauchten Sprosse wurde mit einem abgeschnittenen und gleichfalls untergetaucht gehaltenen Spross verglichen. Beide Sprosse wurden einfach unter gleichen Verhältnissen auf Filterpapier zum Trocknen hingelegt.

2. Zwei Sprosse, welche die gleiche Vorbehandlung erfahren hatten, wurden mit dem abgeschnittenen Stengelende in Wasser getaucht, so dass diese Sprosse Wasser saugen konnten.

3. Endlich wurde einer der untergetaucht gewesenen, aber noch im Verbande mit der Pflanze befindlicher Spross mit den übrigen unverändert gebliebenen Sprossen der Versuchspflanze verglichen.

Versuch 1. Nach anderthalb Stunden begannen beide Sprosse zu welken, nach 12 Stunden waren beide in gleichem Grade stark gewelkt. Nach 48 Stunden beide trocken. Es verhält sich also ein mit der Pflanze in Verbindung befindlicher untergetauchter Spross genau so wie ein abgeschnittener untergetauchter. Ich bemerke noch, dass ein frischer, unbenetzt gebliebener Spross später welkt und eintrocknet als ein benetzt gewesener.

Versuch 2. Beide Sprosse zeigten das gleiche Verhalten; beide hielten sich durch mehrere Tage in einem etwas schlaffen Zustande. Diese Schlaffheit wurde deutlich erkennbar, wenn die Sprosse mit trocken abgeschnittenen, sonst aber unter gleichen Verhältnissen befindlichen in Vergleich gesetzt wurden. Dass diese Sprosse leichter welken als normale, zeigte sich besonders deutlich bei Einwirkung des Sonnenlichtes. Hiebei wurden die untergetaucht gewesenen Sprosse nach einer halben Stunde welk, während die Vergleichssprosse sich fast gänzlich frisch erhielten. Auch dieser Versuch lehrt, dass ein abgeschnittener untergetauchter und ein im normalen Verbande gebliebener gleichfalls untergetauchter sich bezüglich der Transspiration ganz gleich verhalten. Weiter zeigt aber dieser Versuch, dass die Zuleitung des Wasser der starken Transspiration untergetaucht gewesener Sprosse nicht gewachsen ist, mit anderen Worten, dass unter diesen Verhältnissen die Leitungsfähigkeit der abgelösten Sprosse nicht ausreicht, um bei der starken Transspiration solcher untergetaucht gewesener Sprosse die Blätter mit der nöthigen

Wassermenge zu versorgen. Wohl aber reicht die Leitungsfähigkeit eines nicht untergetaucht gewesenen, abgeschnittenen Sprosses aus, um denselben durch längere Zeit turgescent zu erhalten.

Versuch 3. Der untergetaucht gewesene Spross erhielt sich ebenso frisch wie die Vergleichssprosse. Dieser Versuch lehrt, dass trotz der relativ grossen Transspiration, welche bei dem untergetaucht gewesenen Spross angenommen werden muss, dessen Leitungsfähigkeit hinreicht, um die grossen Transspirationsverluste zu decken.

Um die Grösse der Transspiration benetzter und unbenetzter Sprosse kennen zu lernen, unternahm ich mehrere Experimente, theils mit abgeschnittenen Zweigen, theils mit bewurzelten Pflanzen. Zwei dieser Versuchsreihen seien in Kürze hier angeführt.

Versuche mit abgeschnittenen Sprossen von *Plantago Larpentae*. *a* wog im frischen Zustande 0·596, *b* 0·509 Grm. *a* blieb 14 Stunden unter Wasser, *b* wurde gleich zum Versuche benützt, mit dem Schnittende in eine mit Wasser zu Dreiviertel erfüllte Eprouvette eingetaucht, das Wasser mit einer Ölschichte gedeckt, so dass die Gewichtsabnahme der Wasserverdunstung des Sprosses entsprach. *b* wurde in gleicher Weise in den Versuch eingeführt, nachdem er sorgfältig mit Filterpapier abgetrocknet wurde.

Wasserverlust:

	von *a*	von *b*
In der 1. Stunde	11·26%[1]	7·19%
2. „	9·71	6·48
3. „	8·07	6·28
4. „	7·49	6·01
5. „	7·59	5·54
6. „	5·10	4·89
7. „	3·48	5·11
8. „	3·44	5·26

Aus den negativen Differenzen ergibt sich das relativ raschere Welken des Sprosses *a* von selbst.

[1] Bezogen auf das Lebendgewicht des Sprosses.

Temperatur und Luftfeuchtigkeit waren in beiden Versuchsreihen die gleichen.

Versuche mit bewurzelten grünen Keimlingen von *Zea Mays*. *a* blieb durch 24 Stunden unter Wasser,[1] *b* wurde sofort zum Versuche benützt. Die Pflänzchen kamen mit den Wurzeln in der Eprouvette unter Wasser. Anwendung von Öl, um die Verdunstung der freien Wasserfläche zu hindern, wie im vorigen Falle. Nach Beendigung des Versuchs wurden Stengel und Blätter abgeschnitten, gewogen und auf dieses Gewicht die transspirirten Wassermengen bezogen. Gewicht der Blätter und Stengel von $a = 0 \cdot 408$, bei $b = 0 \cdot 398$ Grm.

Wasserverlust:

	von *a*	von *b*
In der 1. Stunde	5·85%	2·40%
2. „	4·44	2·47
3. „	2·60	0·84
4. „	7·01	1·13
5. „	3·57	1·71
6. „	3·71	1·74
7. „	3·42	1·48
8. „	3·10	0·90
9. „	3·43	1·21
10. „	3·31	0·92

Temperatur und Feuchtigkeit waren in beiden Versuchsreihen gleich. *a* gab im Ganzen 190 Mgrm., *b* 48 Mgrm. Wasser ab; die untergetaucht gewesene Pflanze also etwa viermal so viel als die unbenetzt gebliebene.

Um mich zu überzeugen, ob nicht die starke Transspiration benetzt gewesener Laubsprosse der Pflanze Schaden bringen

---

[1] Ein Parallelversuch lehrt, dass die Blätter bei einer 24stündigen Untertauchung 9·8% Wasser aufnehmen und rascher welken als nicht untergetaucht gewesene. Es scheint mir der Erwähnung nicht unwerth, dass Blätter und Stengel eines gleich alten etiolirten Keimlings unter gleichen Verhältnissen bloss 6·1% Wasser aufnahmen. Mit der ergrünten Pflanze verglichen, welkte der etiolirte Trieb später. was mit den übrigen Beobachtungen im Einklange steht.

könnte, falls sie von Boden her nicht mit der nöthigen Wassermenge versehen wird, stellte ich folgenden Versuch an.

Zwei gleiche in Töpfen gezogene Exemplare von *Plantago Larpentae* wurden durch längere Zeit in gleicher Weise behandelt, und namentlich auf gleiche Versorgung mit Wasser Bedacht genommen. Einige Tage hindurch erhielten die beiden Pflanzen gar kein Wasser. Die oberste Bodenschichte war staubtrocken geworden und der Beginn des Welkens liess sich an dem Schlaffwerden der Zweigspitzen bereits erkennen.

Eine der beiden achtzehn Sprosse tragenden Pflanzen (*a*) wurde bis auf drei Sprosse ganz unter Wasser versenkt, und durch 24 Stunden stehen gelassen. Die andere Pflanze (*b*) liess ich unverändert. Als *a* aus dem Wasser genommen wurde, transspirirten die untergetaucht gewesenen Sprosse so viel, dass sie nach 1—2 Stunden ganz schlaff geworden waren, während die drei nicht untergetaucht gewesenen Sprosse und die Vergleichspflanze noch ein unverändertes Aussehen darboten. Nach fünf Stunden war *a* bis auf die drei unbenetzt gebliebenen Sprosse ganz welk geworden. Die Benetzung der oberirdischen Theile mit Wasser hatte dieser vom Boden her mit Wasser nicht genügend versorgten Pflanze nichts genützt, vielmehr geschadet. Als hierauf die Topferde begossen wurde, erholte sich die Pflanze bald. In wenigen Stunden war das Laub wieder frisch geworden. Man sieht hieraus deutlich, dass die Benetzung der oberirdischen Organe mit Wasser der Pflanze nur dann nützt, wenn sie auch vom Boden her mit Wasser versorgt wird.

Der Thau scheint also für die Pflanze nur dann von Nutzen zu sein, wenn der Boden feucht genug ist, um die nach Bethauung stark transspirirende Pflanze mit der nöthigen Wassermenge versorgen zu können.

Da bei Regen nicht nur das Laub mit Wasser benetzt, sondern auch der Boden mit Wasser versehen wird, so dürfte, nach Aufhören des Regens, falls das Laub genügend benetzt und der Boden reichlich durchtränkt ist, eine gesteigerte Transspiration und eine beschleunigte Saftleitung eintreten.

Dieses Verhalten schien in biologischer Beziehung wichtig genug, um eine genauere Prüfung zu rechtfertigen.

Zunächst steht fest, dass die Blätter Wasser aufzunehmen befähigt sind. Die älteren Physiologen nahmen dies auch als gewiss an. Die betreffenden diese Anschauung stützenden Thatsachen geriethen aber in Vergessenheit, die Ansicht selbst wurde als unrichtig bezeichnet und verlassen und erst in neuerer Zeit gelang es den Bemühungen von Cailletet,[1] von Fr. Haberlandt[2] und Böhm[3] dieses Factum über jeden Zweifel zu erheben.

Doch ging man in der biologischen Ausdeutung dieses Factums zu weit, indem man annahm, dass das auf die oberirdischen Pflanzentheile gelangende Wasser den wasserbedürftigen Pflanzen stets zu Gute kommen müsse, was aber, wie wir gesehen haben, nicht ganz zulässig ist.

Man hat aber noch einen anderen wichtigen Punkt übersehen: Das Verhalten der Ober- und Unterseite des Blattes bei der directen Wasseraufnahme. Dass ein gänzlich unter Wasser getauchtes Blatt Wasser aufzunehmen befähigt ist, lässt sich nach den Versuchen der genannten Forscher nicht mehr bestreiten. Diesem Factum kommt auch eine directe biologische Bedeutung zu. Denn in der Natur ereignet sich thatsächlich durch starken Thaufall eine allseitige Benetzung der Blätter. Die Thaumenge ist an der Oberseite der Blätter in der Regel eine grössere. Häufig kann man an der Oberseite bethauter Blätter eine gleichmässige Wasserschichte wahrnehmen, während die Unterseite mit kleinen Tröpfchen übersäet erscheint. Nicht selten ist bloss die Oberseite des Laubes mit Thau beschlagen.

Bei Regen werden in der Regel bloss die Oberseiten der Blätter mit Wasser benetzt. Es gibt in dieser Beziehung mancherlei Ausnahmen. Blätter, welche stark aufgerichtet sind, also namentlich junge noch nicht in die transversal heliotropische Lage gerathene Blätter, werden gewiss häufig von Regen auch unterseits getroffen. Blätter die, sei es wegen starkem Geotropismus oder aus anderen Gründen von der transversalheliotropischen

---

[1] Compt. rend. T. 73. (1871) p. 681 ff.

[2] L. c. Bd. II, p. 130 (1877).

[3] Über die Aufnahme von Wasser und Kalksalzen durch die Blätter der Feuerbohne. Landwirthschaftliche Versuchsstationen 1877, Heft 1.

Richtung stark abweichen [1] wie z. B. die Blätter der Silberpappel *(Populus alba)*, vom Mehlbirnbaum *(Sorbus Aria)* werden bei Regen gleichfalls unterseits benetzt. Ganz besonders bemerkenswerth erscheint indess in biologischer Beziehung die Lage des welkenden Blattes. Die Blätter sehr vieler Pflanzen, namentlich zahlreicher Holzgewächse, rollen sich beim Welken häufig etwas ein, derart, dass die Oberseite concav wird. In diesem Zustande wird die Unterseite der Blätter häufig direct vom Regen getroffen und von der benetzten Stelle kann sich das Wasser auch über den übrigen Theil der Blattunterseite verbreiten. Aber auch wenn die Blätter in Folge des Welkens nach abwärts hängen, werden deren Unterseiten häufig, besonders bei Wind, vom Regen getroffen.

Man sieht also, dass bei starkem Thaufall beide Seiten, bei schwächerem hauptsächlich oder ausschliesslich die Oberseite, bei Regen in der Regel die Oberseite benetzt wird. Nur in Ausnahmsfällen, namentlich bei starkem Welken des Laubes, wird durch den Regen auch die Unterseite des Blattes vom Wasser benetzt.

Es scheint desshalb nicht unwichtig, zu untersuchen, wie sich Ober- und Unterseite der Blätter bei der Aufnahme des Wassers verhalten. [2]

Ich habe in Betreff dieser Frage zahlreiche Untersuchungen mit Pflanzen verschiedener Art angestellt und bin zu folgendem Resultate gelangt: In der Regel sind beide Blattflächen befähigt, Wasser aufzunehmen; gewöhnlich saugt aber die Unterseite weitaus stärker als die Oberseite.

---

[1] Siehe Wiesner. Die heliotropischen Erscheinungen. Denkschriften der kais. Akad. d. Wiss., Bd. 43, Sep. Abd. p. 45.

[2] Zur Lösung dieses Problems brachte bereits Duchartre in mehreren weiter unten citirten Abhandlungen einen Beitrag. Seine Versuche sind aber in methodischer Beziehung sehr mangelhaft. Er hat nämlich bei Feststellung der Wassermengen, welche Ober- und Unterseite der Blätter aufnehmen, übersehen, die Verdunstung auszuschliessen. Bei Ausseracht-lassung dieses Momentes erhält man aber nicht die vom Blatte aufgenommene Wassermenge, sondern die Differenz zwischen aufgenommener und dunstförmig abgegebener Wassermenge, die unter Umständen, wie ich unten noch näher darlegen werde, sogar negativ ausfallen kann.

Zur Begründung dieses Satzes hebe ich aus meinen Beobachtungen die nachfolgenden Daten hervor.

Eine grössere Anzahl von gleich aussehenden Blättern von *Atropa Belladonna* wurde zum Versuche ausgewählt und von einer Partie der Wassergehalt bestimmt. Derselbe betrug 87·5%.

Sodann wurden vier Blätter im Gewichte von 1·470 Grm. bis auf die Blattstiele unter Wasser getaucht, und nach 24 Stunden gewogen. Ihr Gewicht betrug nunmehr 1·623 Grm., sie hatten also 0·153 Grm. — und auf Lebendgewicht bezogen, etwa 10·4% — Wasser aufgenommen.

Vier andere Blätter von annähernd gleichem Gewichte (1·502 Grm.) wurden mit den Unterseiten so auf das Wasser gelegt, dass der Blattstiel ausser Berührung mit der Wasserfläche stand. Nach 24 Stunden nahmen die Blätter unter diesen Verhältnissen 0·042 Mgr. — oder auf Lebendgewicht bezogen etwa 2·7% — Wasser auf.

Endlich wurden vier Blätter von 1·588 Grm. Gewicht mit der Oberseite so auf eine Wasserfläche gebracht, dass die Stiele nicht saugen konnten und so gleichfalls durch 24 Stunden belassen. Unter diesen Verhältnissen wurden die im Beginne des Versuches ganz turgescenten Blätter schlaff, sie verloren, auf Lebendgewicht bezogen, 37·4% Wasser.

Aus diesem Versuche scheint zu folgen, dass die Oberseite gar nicht saugt. Allein, es darf nicht übersehen werden, dass bei dieser Art der Versuchsanstellung die Blätter auch Wasser abgeben konnten, sowohl durch die Schnittfläche des Stiels als durch die mit dem Wasser nicht in Berührung gestandene Fläche.

Ich leitete desshalb eine neue Versuchsreihe ein. Die zu diesem Experimente benützten Blätter wurden gleichfalls sorgfältig ausgewählt. Die Blätter stimmten in Form, Grösse und Ausbildung miteinander überein und man durfte desshalb auf einigermassen vergleichbare Resultate rechnen. Von einem Theile der Blätter bestimmte ich den Wassergehalt. Die Blätter sahen ganz turgescent aus, hatten aber doch nur einen Wassergehalt von 74·25%.

Es wurden an den zum Versuche benützten Blättern die Schnittflächen mit Kitt verschlossen, um sowohl Aufnahme als Abgabe von Wasser durch die Wunde hintanzuhalten.

Vier so vorbereitete Blätter wurden ganz unter Wasser getaucht. Nach 24 Stunden hatten sie, auf Lebendgewicht bezogen, 17·4% Wasser aufgenommen.

Vier andere Blätter kamen auf ein mit Wasser halbgefülltes Uhrglas, sie berührten die Wasserfläche mit der Unterseite. Um die Verdunstung zu verhindern, wurde das so beschickte Uhrglas in den absolut feuchten Raum gebracht. Nach 24 Stunden erschienen diese Blätter ganz turgescent. Es zeigte sich, dass sie innerhalb dieser Zeit 9·1% Wasser aufgenommen hatten.

Einen ähnlichen Versuch stellte ich mit vier Blättern an, welche mit der Oberseite das Wasser berührten. Auch hier wurde die Verdunstung ausgeschlossen und erst nach 24 Stunden die Wägung vorgenommen. Die Wasseraufnahme betrug 3·9%.

Dass die beiden zuletzt gefundenen Procentzahlen sich nicht zu 17·4 addirten, ist wohl nicht auf ein verschiedenes Verhalten der Ober- beziehungsweise Unterseite, je nachdem sie nämlich allein oder zusammen saugten, sondern auf die Individualität der Versuchsblätter zurückzuführen. Es ist auch gewiss nicht anzunehmen, dass jedes Blatt den gleichen Wassergehalt besass und dass alle in völlig übereinstimmender Weise fungirten.

Wohl aber darf mit aller Bestimmtheit aus dem Versuche folgender Schluss gezogen werden: Die Blätter von *Atropa Belladonna* nehmen direct Wasser von aussen auf und zwar saugt sowohl die untere als die obere Seite; die erstere stärker als die letztere.

Ähnliche Versuche wurden mit den Blättern der Balsamine, von *Philadelphus coronarius*, *Syringa vulgaris*, *Ageratum mexicanum*, *Plantago Larpentae*, *Helianthus annuus*, *Celtis occidentalis*, *Sinapis arvensis* u. m. a. angestellt und ein analoges Resultat erhalten.

Für die weiter unten folgenden Beobachtungen ist es nicht unwesentlich, dass auch solche Blätter, welche an den oberen Blattseiten keine Spaltöffnungen besitzen, wie *Cyclamen europaeum*, *Syringa vulgaris*, *Celtis australis*, *Ailanthus glandulosa* etc. dennoch befähigt sind, mit der Oberseite Wasser aufzunehmen.

So nimmt beispielsweise ein Blatt von *Cyclamen europaeum* durch die Oberseite, wenn diese mit Wasser in Berührung steht im feuchten Raume in 48 Stunden 1·14—2·10% Wasser, bezogen

auf das Frischgewicht des Blattes, auf. Die Wasseraufnahme durch die Unterseite betrug innerhalb dieser Zeit 4·9—5·6%.

Schon diese Beobachtungen lassen mit grösster Wahrscheinlichkeit annehmen, dass die Blätter auch unter natürlichen Verhältnissen Wasser von aussen aufnehmen, reichlich durch die Unter-, weniger reichlich durch die Oberseite. Allein die vorstehenden Versuche wurden mit abgeschnittenen Blättern angestellt. Eine Übertragung so gewonnener Resultate auf die normale Pflanze ist nicht ohne weiters gestattet und ein directer Nachweis der Wasseraufnahme durch die Blätter um so dringender geboten, als von Cailletet[1] die Behauptung aufgestellt wurde, dass die Blätter nur dann Wasser von aussen aufnehmen, wenn es ihnen von unten her in nur ungenügender Menge geboten wird. Er fand, dass in austrocknendem Boden stehende Blätter von aussen reichlich Wasser absorbiren, aber auf diesem Wege gar kein Wasser aufnehmen, wenn sie es von der Wurzel in für sie genügendem Masse erhalten können. Werden auf stark feuchtem Boden erwachsene Sprosse durch 12—24 Stunden unter Wasser getaucht, und dann abgeschnitten, so welken sie, wie wir oben gesehen haben, rascher als gleiche, nicht untergetaucht gewesene Sprosse. Solche rasch welkende Sprosse oder Blätter sind aber immer wasserreicher als unbenetzt gebliebene, wie oben gezeigt wurde.

Es wird sich im Verlaufe dieser Untersuchung (s. unten S. 249) herausstellen, dass eine merkliche Steigerung der Turgordehnung sich selbst dann einstellt, wenn die Blätter von im feuchten Raume cultivirten Pflanzen direct mit Wasser in Berührung kommen. Diese Turgorsteigung beruht entweder auf einer Vermehrung des Zellwassers, oder auf einer Wasseraufnahme seitens der Zellwand, welche bei gleichbleibender Wassermenge des Zellinhaltes und überhaupt bei gleichbleibendem Drucke der Zellflüssigkeit eine grössere Dehnung der Wände ermöglicht. In jedem dieser beiden Fälle muss das Blatt aber Wasser von aussen aufnehmen.

Es kann sohin nicht bezweifelt werden, dass selbst die Blätter von in feuchtem Boden befindlichen Pflanzen Wasser aufnehmen

---

[1] Compt. rend. T. 73 (1871) p. 681 und Ann. des sc. nat. 5. sér. T. XIV. (1872), p. 243.

können. Selbstverständlich wird diese Wassermenge geringer sein als jene, welche von welkenden Blättern aufgenommen wird. Die Versuche von Cailletet haben die reichliche Wasseraufnahme von Blättern welkender Pflanzen ergeben, und auch Böhm's[1] Beobachtungen haben dies erwiesen. Die viel geringere directe Wasseraufnahme frischer, nahezu oder völlig turgescenter Blätter ist aber Cailletet entgangen. Offenbar war die von ihm angewendete Methode genügend, um jene grosse Wassermenge, welche welkende, aber doch nicht ausreichend, um die kleinen Wasserquantitäten, welche frische Blätter aufnehmen, nachzuweisen.

Bezüglich der Einwirkung des Thaues, Regens, und überhaupt von aussen auf die Blätter einwirkenden Wassers darf mithin Folgendes ausgesagt werden:

So lange die Pflanze so viel Wasser im Boden findet, als zur Unterhaltung eines starken Transspirationsstromes erforderlich ist, begünstigt die Thaubildung die Wasseraufnahme, indem die benetzten Blätter nicht nur das Thauwasser aufsaugen, sondern, nach Verdunstung des Thauwassers befähigt sind, relativ grosse Wassermengen aus dem Boden aufzunehmen.

Findet aber die Pflanze im Boden nicht ein so grosses Wasserquantum, um einen starken Transspirationsstrom zu unterhalten, so wirkt der Thau auf die Pflanze schädlich. Für in trockenem Boden stehende, dem Verwelken nahe Pflanzen ist die Wasserzufuhr zu den Blättern, ohne genügende Durchfeuchtung des Bodens, geradezu schädlich.[2]

---

[1] L. c. Separatabdruck, p. 5.

[2] Die herrschenden Ansichten über die Bedeutung des Thaues stützen sich auf die oben genannten Untersuchungen Duchartre's und auf eine Arbeit von Sachs (Landwirthschaftl. Versuchsstationen Bd. III (1861) p. 45—51). Beide Forscher nehmen an, dass das Thauwasser nicht oder nur in ganz unerheblichem Masse aufgenommen wird und sehen die Bedeutung des Thaues für das Leben darin, dass derselbe, so lange er auf den Pflanzentheilen liegt, deren Transspiration verhindert. Sachs spricht sich hierüber folgendermassen aus (p. 50): „Die wichtigste Rolle scheint der Thau am Morgen bei Sonnenaufgang zu spielen. Wenn die in Nachtruhe versunkenen Pflanzen plötzlich von der Sonne getroffen werden, so würden sie welken,

Durch Regen wird einer noch nicht dem Verwelken nahen Pflanze mittelst der oberirdischen Organe nur wenig Wasser zugeführt, da bloss die nur wenig saugenden Oberseiten der Blätter beim Regen benetzt werden.

Einer im Welken befindlichen Pflanze, deren Blätter sich vom Rande aus nach oben wölben oder schlaff herabhängen, kommt aber der Regen in doppelter Weise zu Gute. Erstlich weil den Blättern, von der Unterseite her, reichliche Wassermengen zugeführt werden, und zweitens, weil durch die Benetzung des Blattes die Leitungsfähigkeit der Pflanze für Wasser erhöht wird und der durch den Regen durchnässte Boden genug Wasser enthält, um den nunmehr eingeleiteten starken Transspirationsstrom unterhalten zu können.

Zweifellos werden die Blätter mancher Gewächse ein abweichendes Verhalten zeigen. Es dürften beispielsweise die Blätter von solchen Landpflanzen, welche unterseits weniger Spaltöffnungen führen als oberseits mit der oberen Blattfläche des Wassers stärker saugen als mit der unteren. Ich habe indess darüber keine Untersuchungen angestellt. Es scheint ferner, dass an solchen Blättern, welche unterseits einen starken Haarfilz haben, die Saugkraft dieser Fläche nur eine relativ geringe sei. Während die gewöhnlichen Blätter, wenn sie mit der Unterseite auf der Wasserfläche schwimmen, viel später schlaff werden als wenn

---

da die Wurzeln in dem noch kalten Boden wenig thätig sind; der Thau schützt die Blätter vor plötzlich eintretender starker Transspiration nach Sonnenaufgang und so gewinnt die Pflanze Zeit in den Erregungszustand einzutreten, der dem Tag entspricht; sobald die Sonne den Thau abgetrocknet hat, ist die ganze Pflanze durch das Licht schon in den Erregungszustand versetzt, der die Wurzeln zu erhöhter Wasseraufnahme disponirt und den aufsteigenden Saftstrom beschleunigt, um die erhöhte Transspiration der Blätter zu decken. Wenn ich auch nicht zugeben kann, dass der Thau in grösserer Menge von den Blättern aufgesaugt wird, so möchte ich damit nicht gesagt haben, dass die im Thau enthaltenen Stickstoffverbindungen den Pflanzen nicht zu Gute kämen.“ Dass dieser Zufluss von Stickstoff in Form von Salpetersäure und Ammoniak so gut wie nichts für die Pflanze leistet, hat später eine sehr bekannte Untersuchung A. Mayer's gelehrt

ihnen die umgekehrte Lage gegeben wird, halten sich Blätter von *Populus alba* etwa gleich lang frisch, ob sie mit der Ober- oder Unterseite am Wasser liegen. Ja ich habe in einigen Fällen sogar ein längeres Turgescentbleiben von mit der Oberseite am Wasser schwimmenden Blättern der Silberpappel beobachtet.

Dennoch lehrt der genaue, bei Ausschluss der Verdunstung ausgeführte Versuch, dass die Unterseiten der Blätter dieses Baumes mehr Wasser zu saugen befähigt sind, als die Oberseiten.

Der Wassergehalt der Versuchsblätter betrug 61·2% (Mittel aus drei Bestimmungen.)

Frische Blätter, welche mit der Oberseite auf dem Wasser schwammen, nahmen im absolut feuchten Raume in 24 Stunden im Mittel 25·8% Wasser auf.

Andere Blätter, welche mit der Unterseite auf dem Wasser lagen, saugten unter den gleichen Verhältnissen im Mittel 30·5% Wasser auf.

Völlig untergetauchte Blätter nahmen, innerhalb des gleichen Zeitraumes, 57·2% Wasser auf. Sämmtliche Mittel wurden aus je drei Beobachtungen genommen. Man sieht, dass sich der ermittelte Werth der Gesammtsaugung beiläufig der Summe der beiden Saugungen nähert, was ja auch theoretisch gefordert wird.

Es ist also das Blatt der Silberpappel doch befähigt, mit der Unterseite mehr Wasser von aussen aufzunehmen als mit der Oberseite, trotz des starken Haarfilzes. Der Unterschied ist aber kein grosser. Ich bemerke noch, dass die Epidermis der Blattoberseite spaltöffnungsfrei ist, die untere Epidermis aber über 600 Spaltöffnungen pro Quadratmillimeter enthält.

Es gibt Pflanzen, deren Blätter von aussen nur wenig Wasser aufnehmen. So beobachtete ich, dass ein abgeschnittenes Blatt der *Hartwegia comosa*, mittleren Alters, in 24 Stunden bloss 2·1% Wasser aufnahm. Ich bestimmte auch vergleichend die Wassermenge, welche im Verbande mit der Pflanze befindliche Blätter dieser Pflanze von aussen aufnehmen können. Es wurden sechs gleich entwickelte Blätter ausgewählt, drei davon abgeschnitten und auf den Wassergehalt geprüft, die drei anderen unter Wasser getaucht. Es mussten auch einige benachbarte Blätter untergetaucht werden. Nach 24 Stunden wurden die drei

ausgewählten Blätter sorgfältig abgetrocknet [1] und deren Wassergehalt bestimmt. Obgleich die Pflanze vor dem Versuche feucht gehalten wurde und in stark feuchtem Boden stand, hatten die untergetaucht gewesenen Blätter Wasser aufgenommen. Die nicht benetzten Blätter enthielten 89·2, die untergetaucht gewesenen 90·4%. Die Wasseraufnahme betrug also bloss 1·2%.

Es dürfte wohl auch Blätter geben, welche gar nicht befähigt sind von aussen Wasser aufzunehmen. Wenigstens spricht in einigen Fällen der Augenschein hiefür. So sieht man auf horizontal ausgebreiteten Blattspreiten von *Tropaeolum majus* den Thau in Form grosser Tropfen liegen. Die Blattfläche wird durch das Thauwasser, wenigstens anscheinend, gar nicht benetzt.

Dass indess Blätter, welche mit einer Wachsschichte bedeckt sind, und geradezu unbenetzbar scheinen, dennoch von aussen Wasser aufnehmen können, lehrt *Sedum fabaria*. Ein im frischen Zustande abgelöstes Blatt dieser Pflanze wog 0·759 Grm. Unter Wasser getaucht nahm es in 12 Stunden 0·199 Grm. Wasser auf, also auf Frischgewicht bezogen circa 26%. An der Luft liegend nimmt es nach etwa 48 Stunden wieder das ursprüngliche Gewicht an und erscheint daher so frisch und turgescent, wie im Beginne des Versuchs. Im Vergleiche zu einem nicht benetzten Blatte trocknet es früher ein. Mit der Pflanze noch in organischem Verbande bleibende Blätter dieser Pflanze saugen gleichfalls von aussen Wasser auf, halten sich aber später, trocken gehalten, turgescent.

Durch weiter fortgesetzte Untersuchungen werden sich gewiss viele Beziehungen zwischen dem anatomischen Bau der Pflanze einerseits und andererseits der Fähigkeit der Blätter, von aussen Wasser aufzunehmen und der natürlichen Wasserver-

[1] Die Abtrocknung der Oberfläche geschah mit grösster Sorgfalt. Um aber eine durch nicht vollkommene Beseitigung des adhärirenden Wassers bedingte Fehler zu vermeiden, wurden auch die trocken gehaltenen Vergleichsblätter auf einige Augenblicke unter Wasser getaucht, dann sorgfältig abgetrocknet, und dann erst die Wasserbestimmung vorgenommen. Ein etwaiger Fehler erschien desshalb im Resultate eliminirt oder auf ein Minimum reducirt.

sorgung der Pflanzen überhaupt ergeben. Ich muss aber einstweilen verzichten, diesen in biologischer Beziehung höchst interessanten Gegegenstand weiter zu verfolgen. —

Vergleicht man die Blätter der gewöhnlichen Landpflanzen mit denen der Wassergewächse, deren Laub schwimmt oder untergetaucht ist, so ergibt sich folgender Unterschied. Die ersteren welken langsamer und vertrocknen bei mittlerer Temperatur und Feuchtigkeit erst sehr spät. Das Laub der Wasserpflanzen hingegen welkt rasch und trocknet schnell ein. Ein Blatt von *Trapa natans* ist schon nach 1—2 Stunden ganz schlaff und einige Stunden später schon hart und trocken, während die Blätter der Landpflanzen erst in einem bis mehreren Tagen diesen letzteren Zustand annehmen.

Wenn aber die Blätter der Landpflanzen unter Wasser getaucht werden, so ergibt sich beim Welken und Trocknen kein Unterschied im Vergleiche mit den Blättern der Wassergewächse. Die Blätter der Landpflanzen kommen also nach Benetzung mit Wasser in einen Zustand, welcher für submerse oder schwimmende Blätter der normale ist.

Niemals nimmt das Blatt einer Landpflanze, wenn es bloss von der Wurzel her mit Wasser versorgt wird, diesen Charakter an.

Wenn also ein Spross einer Landpflanze unter Wasser getaucht wird, aber im normalen Verbande mit der Pflanze bleibt, so ist der Zustand, den ein solcher Zweig angenommen hat — seine Fähigkeit, das Wasser relativ stark abzugeben und zu leiten — nicht etwa eine Folge der Wasseraufnahme von den Wurzeln oder der benachbarten Sprossen her, sondern eine Folge directer Absorption des Wassers von aussen her.

Für die Richtigkeit dieser Aussage sprechen folgende Thatsachen.

Von einer im feuchten Boden befindlichen *Atropa Belladonna* wurden zwei Äste unter Wasser getaucht und darin 12 Stunden belassen. Von einem anderen Spross gleichen Aussehens wurden die Blätter abgenommen, sofort gewogen und deren Wassergehalt ermittelt. Derselbe betrug 87·5%. Die Blätter eines der untergetauchten Sprosse hatten aber einen Wassergehalt von 91·5% angenommen. Nach Beendigung des Versuchs wurde mit frischen nicht untergetaucht gewesenen Blättern eine neuerliche Wasser-

bestimmung vorgenommen, wobei 86·9% Wasser erhalten wurden. Da nun der zweite untergetauchte Spross bei der Herausnahme aus dem Wasser ganz normal blieb und wie die Nachbarsprosse weiter vegetirte, so kann die in der That sehr auffällig starke Wasserzunahme eines untergetauchten Sprosses nicht als etwas Abnormes oder Krankhaftes angesehen werden. Bedenkt man, dass bei sehr lange andauerndem Regen benachbarte Blätter förmlich aneinander kleben, also durch eine Wasserschicht miteinander verbunden sind, so dürften unter solchen Verhältnissen die Blätter thatsächlich ein erhebliches Wasserquantum von aussen aufnehmen.

Eine im Topfe cultivirte *Plantago Larpentae* wurde in den feuchten Raum gebracht, nachdem vorher der Boden stark begossen wurde. Nach drei Stunden wurde ein Spross abgeschnitten und gewogen. Hierauf unter Wasser gebracht, nahm er noch 11·5% Wasser auf. Die Wassermenge eines aus dem feuchten Raume genommenen Sprosses betrug (Blätter und Stengel zusammengenommen) 61·9%. Ein nicht abgeschnittener untergetaucht gewesener Zweig der im feuchten Raume gestandenen Pflanze wies aber einen Wassergehalt von 68·2% auf.

Diese und mehrere andere Versuche, auf deren Wiedergabe ich aber, um nicht zu ermüden, verzichte, zeigen also, dass die Sprosse von Pflanzen, welche vom Boden her auf das Maximum von Wasser gesättigt sind, da sie im feuchten Raume standen und ihre Wurzeln im nassen Boden sich befanden, dennoch von aussen her Wasser noch aufzunehmen befähigt sind.

Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Wassermengen, welche in den Blättern eines untergetauchten Sprosses eintreten, grösser sind als das Wasserquantum, welches sich darin nachweisen lässt, vorausgesetzt, dass die Nachbarzweige transspiriren, was ja der gewöhnliche Fall ist. Denn, wie oben (pag. 228 ffd.) gezeigt wurde, wird untergetauchten Blättern das Wasser durch die Verdunstung benachbarter Sprosse entzogen. Diese Wassermenge entgeht natürlich der directen Beobachtung, da bloss das im Blatte am Ende des Versuchs vorhandene Wasser bestimmt wurde. Dies entspricht aber bloss dem Unterschiede zwischen dem auf-

genommenen (nebst vorhanden gewesenen) und dem an die transspirirenden Organe abgegebenen Wasserquantum.

Aus diesen Daten und deren Interpretation geht aber hervor, dass die oftmals aufgetauchte, namentlich von Duchartre[1] mehrfach ausgesprochene Behauptung, derzufolge Thau- und Regenwasser von den Blättern nicht aufgenommen wird, nicht richtig sein kann, und dass ferner, wie übrigens schon oben nachgewiesen wurde, selbst die von Cailletet[2] ausgesprochene Ansicht, dass die Blätter erst bei geringem Wassergehalt die Fähigkeit haben sollen, von aussen tropfbares Wasser aufzunehmen, keine oder doch nur eine beschränkte Geltung haben könne.

Schliesslich soll noch versucht werden, das merkwürdige Verhalten untergetaucht gewesener Sprosse zu erklären.

Die Annahme scheint wohl am berechtigtsten, dass die Zellen welche mit dem Wasser in Berührung kommen, dasselbe aufnehmen und eine Quellung der Membran herbeiführen, welche ein leichteres Durchströmen des Wassers gestattet, indem die Micellen auseinanderweichen, grössere Wasserquantitäten zwischen den letzteren sich ansammeln und so die Wasserbahnen erweitert werden.[3]

Welche Zellen der Quellung unterliegen, scheint wohl nicht zweifelhaft zu sein. Es sind alle Zellen, welche mit dem Wasser in directen Contact kommen, also nicht nur die Elemente der oberen und unteren Epidermis, sondern auch die Paremchymzellen, welche die Intercellularen des Schwammparenchyms begrenzen.

Zu diesen Intercellularen kann das Wasser direct nur durch die Spaltöffnungen gelangen, es haben desshalb auch diese eine Beziehung zur Wasseraufnahme der Blätter; dass aber eine Aufnahme tropfbaren Wassers auch ohne Zuhilfenahme der Spaltöffnungen stattfinden kann, ergibt sich aus der Saugung der oberen

---

[1] Recherches sur les rapports des plantes avec la rosée. Bull. de la Soc. bot. de France. T. IV. 1857, p. 940. Compt. rend. 1858, T. 46, p. 205. Ferner: Recherches expérimentales sur les rapports des plantes avec la rosée et les brouillards. Ann. des sc. nat. 1861. 4. Sér. T. XV. p. 109—160.

[2] S. die Anmerkung auf p. 36.

[3] Directe Versuche über die Verringerung der Verdunstungswiderstände bei zunehmender Quellung wurden von Reinke angestellt. (S. dessen Abhandlung über Quellung in Hanstein's bot. Abhandlungen. Bd. IV, 1. Heft, p. 52 ff.)

Blattseite von *Cyclamen* (s. oben p. 243) und *Syringa*, welche frei von Spaltöffnungen sind.

Da der Eintritt des Wassers in die Blätter von aussen her unabhängig von der Verdunstung der Blätter stattfindet, so dürfte derselbe ausschliesslich auf Capillarität, Imbibition und Diffusion zurückzuführen sein. Dass die durch directe Wasseraufnahme gesteigerte Imbibition der Zellwände auch die Aufnahme des Wassers von aussen befördert, scheint mir zweifellos. Auch dürfte der gesteigerte Wassergehalt der Zellwand selbst bei gleichbleibender osmotischer Spannung der Zellhäute zu einer grösseren Turgorspannung der Zellen führen. Es gewinnen die Blätter von *Atropa Belladonna*, wenn sie in Wasser durch 24 Stunden liegen, nachweislich an Fläche und ziehen sich solche Blätter in Salzlösungen auch etwas stärker zusammen als unbenetzt gebliebene Blätter, was sich nur auf Turgordehnung der Elemente des von aussen wasseraufnehmenden Blattes zurückführen lässt. Bei *Atropa* beträgt die Oberflächenvergrösserung, welche das Blatt einer im feuchten Raume gestandenen Pflanze beim Untertauchen nach 17 Stunden erfuhr 0·8—1·2%. Die Turgordehnung ist also keine grosse, aber, wie ich mich bei mehrmaliger Wiederholung des Versuchs überzeugte, eine stets und sicher wahrnehmbare. Welkende Blätter werden aber selbstverständlich eine weitaus grössere Turgordehnung beim Untertauchen erfahren. Die verstärkte Transspiration und beschleunigte Wasserbewegung benetzt gewesener Blätter kömmt also wahrscheinlich in folgender Weise zu Stande. Die Wände der mit dem Wasser direct in Berührung kommenden Zellen (Oberhaut- und Schwammparenchymzellen) quellen, und werden durch den Druck des Zellinhaltes gedehnt; durch das Zusammenwirken beider Processe werden die Micellen der Wand auseinander gedrängt und die Bahnen des Wassers in den Membranen erweitert, was eine gesteigerte Transspiration und ein stärkeres Nachschieben der Wassermoleküle vom Zellinhalte aus zur Folge haben muss.

Ich möchte noch hinzufügen, dass auch die Spaltöffnungen sowohl bei der directen Aufnahme des Wassers als auch bei dem Phänomen des relativ raschen Welkens benetzt gewesener Blätter

betheiligt sein dürften. Ich habe diesen Einfluss nicht verfolgt. So viel ist aber doch von vornherein klar, dass bei der Wasseraufnahme die Spaltöffnungen wenigstens indirect betheiligt sein müssen, sonst wäre ja die relativ starke Wasseraufnahme der so spaltöffnungsreichen Blattunterseite und das Eindringen des Wassers in die Intercellularen des Schwammparenchyms nicht wohl zu begreifen. Dass das Wasser aber die Intercellularen geradezu erfüllen kann zeigt sich, wenn die Untertauchung der Blätter über Gebühr fortgesetzt wird. Dann erscheinen in Folge vollständiger Injection der Intercellularen die Blätter transparent. Es soll indess nicht in Abrede gestellt werden, dass bei der Injection der Intercellularen auch der osmotische Druck der Parenchymzellen mitwirkt. Ist das Blatt welk, so zeigt sich beim Untertauchen eine sehr rasche Aufsaugung des Wassers, was sich sehr leicht durch die bekannte Auffindung H. v. Mohl's erklärt, derzufolge die Spalten der Stomate eines welken Blattes bei Berührung mit Wasser für einige Zeit sich sehr erweitern, wodurch also das Eindringen des Wassers in die Intercellularen begünstigt wird. Später verengern sich in Folge osmotischer Saugung der Epidermiszellen wieder die Spalten, so dass dem Vordringen des Wassers in die Luftgänge des Schwimmparenchyms eine Grenze gesetzt ist. Dass das relativ rasche Welken benetzt gewesener Blätter nicht ausschliesslich auf die Function der Spaltöffnungen gesetzt werden darf, zeigt sich darin, dass untergetauchte und dann mit der Unterseite auf dem Wasser schwimmende, oberseits keine oder wenige Spaltöffnungen führende Blätter erschlaffen; auch trocknen abgezogene Oberhäute untergetauchter Blätter rascher ein, als unbenetzt gebliebene. Doch soll damit nicht die Betheiligung der Spaltöffnungen bei dem in Rede stehenden Processe geläugnet werden. Im Gegentheile; ich meine, dass bei untergetaucht gewesenen Blättern, kürzere oder längere Zeit nach dem Beginne der Transspiration sich ein Zustand einstellt, in welchem die Spalten der Stomata weit geöffnet sind und so der Verdunstung Vorschub geleistet wird. Es könnte dies eintreten, wenn die Zellen der benetzt gewesenen Oberseite rasch ihren Turgor einbüssen. Wie sehr aber die Transspiration des Blattes sich steigern müsste, wenn die Spalten der Stomata weit geöffnet wären und so die Intercellularen des Schwammparenchyms in erhöhtem Grade mit

der Atmosphäre communiciren würden, leuchtet von selbst ein. Es scheint mir werth, diesen Gegenstand einer speciellen Untersuchung zu empfehlen.

Es ist oben auch gezeigt worden, dass junge Sprossgipfel abgeschnittener Sprosse unter Wasser welken, wenn das am Stamme tiefer stehende Laub transspirirt. aber wieder turgescent werden, wenn das in die Luft ragende Laub zu vertrocknen beginnt, ferner, dass auch die welkenden Sprosse bewurzelter Pflanzen durch directe Wasseraufnahme normalen Turgor gewinnen. Namentlich die Stammenden zeigen dies, wie oben gezeigt wurde auf das Deutlichste. Es haben mithin auch die jungen Stengelenden die Fähigkeit, Wasser von aussen aufzunehmen.

Schliesslich sei noch erwähnt, dass sowohl Fried. Haberlandt als Böhm das rasche Welken benetzt gewesener Blätter zu erklären versucht haben.

Haberlandt hat sein Augenmerk nur auf abgeschnittene Blätter gerichtet und vor Allem die praktischen Consequenzen des raschen Trocknens abgeschnittener Pflanzentheile gezogen. Die rein physiologischen Erörterungen lagen ihm ferne. Er fasste sich desshalb bezüglich des Zustandekommens der Erscheinung sehr kurz und äussert sich darüber folgendermassen:[1] „Durch die Benetzung oder durch das Einweichen wird die imbibitionsfähige Oberhaut der Blätter mit Wasser durchtränkt und die Wasserleitung aus den inneren, Zellsaft führenden Zellen der Blätter nach aussen hergestellt. Dieselbe ist nun so energisch, dass ein Austrocknen der Oberhaut verhütet und durch dieselbe mehr Wasserdampf abgegeben wird, als wenn eine solche Benetzung nicht stattgefunden hätte.“ In einem wesentlichen Punkte fällt, wie man sieht, meine Erklärung mit der von F. Haberlandt gegebenen überein, darin, dass auch ich in einem Zustand der Zellwand den Grund für die verstärkte Wasserleitung benetzt gewesener Organe finde. Darin unterscheiden sich aber unsere Erklärungen, dass ich direct die Quellung der Zellhäute als Ursache des Phaenomens betrachte, ferner, dass er den veränderten Zustand der Oberhaut in erster Linie als massgebend bei der Erscheinung ansieht, was mit meinen Beobachtungen sich nicht wohl vereinigen

[1] L. c., p. 136.

lässt. Weitaus mehr leisten nämlich hierbei direct die die Intercellularen des Schwammparenchyms begrenzenden Elemente und indirect die Spaltöffnungen.

Böhm[1] hat über das relativ rasche Welken benetzt gewesener Blätter folgende Ansicht ausgesprochen: „Abgewelkte Blätter, welche durch Einsenken unter Wasser wieder ihr normales Aussehen bekommen haben, vertrocknen nun an der Luft viel schneller als solche, welche eben erst abgeschnitten wurden. Ich glaube mich nicht zu irren, wenn ich diese (bei getödteten Blättern schon längst bekannte) Erscheinung als die Folge einer molecularen Umlagerung des Protoplasmas auffasse.“

Es lässt sich nicht in Abrede stellen, dass, wenn man alle zur Erklärung unserer Erscheinung heranziehbaren Möglichkeiten bedenkt, auch die nicht ausgeschlossen ist, welche Böhm im Auge hatte, nämlich eine durch die Wasserwirkung eintretende Veränderung des Protoplasmas. Welcher Art dieselbe sein soll, hat Böhm nicht angegeben und hat so eigentlich darauf verzichtet, die Erscheinung zu erklären, denn er hat einen ursächlichen Zusammenhang zwischen dem Zustand des Protoplasmas und der verstärkten Abgabe und Leitung des Wassers nicht dargelegt.

Wäre thatsächlich ein solcher Zusammenhang vorhanden, so müsste der Zustand des Protoplasmas, welcher bei Blättern von Landpflanzen nur zeitweilig, nämlich bloss bei oder nach der Benetzung eintritt, identisch sein mit jenem, der die Protoplasmen submerser und schwimmender Blätter zeitlebens beherrscht.

Ich bemerke noch schliesslich, dass ich das Protoplasma der Zellen (Oberhaut und Mesophyll) untergetauchter und unbenetzt gebliebener Blätter verglichen und diesbezüglich keinen Unterschied aufgefunden habe.

V. Das Welken benetzter Blüthen.

Wie schon oben angedeutet wurde[2], soll das Frischbleiben abgeschnittener Blüthen durch Benetzung mit Wasser beeinträchtigt werden und desshalb ziehen es die Gärtner angeblich vor, für Sträusse bestimmte Blumen im unbenetzten Zustande zu

---

[1] L. c., Separatabdruck p. 3.

[2] Auf Grund einer Äusserung von Fried. Haberlandt. S. oben p. 234.

pflücken. Bethaute, vom Regen nass gewordene Blüthen sollen allzu rasch welken.

Ich habe von Gärtnern eine fast gegentheilige Äusserung vernommen. Es sollen nämlich die Blüthen selbst ein sehr starkes Besprengen mit Wasser vertragen. Abgeschnittene Blüthen werden, wenn sie nicht sofort zum Winden eines Strausses dienen, thatsächlich von den Gärtnern stark mit Wasser bespritzt. So behandelte Blüthen sollen länger ihr frisches Aussehen behalten, als unbenetzt gebliebene.

Es geht also aus den Erfahrungen der Gärtner in dieser Beziehung nichts Bestimmtes hervor. Die Frage nach der Haltbarkeit benetzt gewesener Blüthen hat aber begreiflicherweise sowohl in physiologischer als biologischer Beziehung ein hohes Interesse und ladet zur Lösung um so mehr ein, als die analoge, auf das Laub bezügliche Frage, wie oben gezeigt wurde, zu bestimmten und ganz merkwürdigen Resultaten führte.

Schon der erste einschlägige Versuch lehrte, dass Blüthen existiren, die in Betreff der Wirkung des von aussen auf sie einwirkenden Wassers ein anderes Verhalten darbieten als die Blätter.

Es wurden Sprosse der Balsamine, welche sowohl mit Blüthen als Blättern versehen waren, abgeschnitten und unter Wasser getaucht. Nach 1, 2, 3 und 4 Tagen wurde je ein Spross aus der Flüssigkeit herausgenommen und mit dem Stengel ins Wasser gestellt, um allzu rasches Eintrocknen zu verhindern. In jedem der Versuche welkte das Laub früher als die Blüthe; letztere erhielt sich so lange wie eine nicht untergetaucht gewesene Blüthe, ja in mehreren Fällen sogar länger. Am interessantesten verhielt sich der vier Tage lang unter Wasser gelegene Spross. Laub und Blüthe waren vollkommen frisch geblieben, sämmtliche Blätter erschienen stark turgescent. Der Spross wurde Abends mit dem abgeschnittenen Stengelende ins Wasser gestellt; am nächsten Morgen war er vertrocknet, die Blüthen aber zum Mindesten anscheinend vollkommen unverändert.

Ich habe eine sehr grosse Zahl ähnlicher Versuche unternommen, welche mich zu dem Resultate führten, dass in der Regel die Blüthen eine langandauernde Benetzung unbeschadet ihrer

Dauerhaftigkeit vertragen, dass aber auch Blüthen existiren, denen langandauernde Benetzung schadet, und endlich andere, bei denen das Untertauchen unter Wasser entschieden conservirend wirkt.

Als Gewährspflanzen für die Regel führe ich an: *Achillea Millefolium*, *Galium Mollugo*, *Silene inflata*, *Sinapis arvensis*, *Tunica Saxifraga*, *Impatiens Balsamina* und *Dahlia variabilis*.

Früher welken, wenn vorher durch längere Zeit benetzt: *Helianthus annuus*, *Lamium purpureum* und *L. maculatum*, *Antirrhinum majus* und *Cornus alba*.

Entschieden begünstigend auf die Haltbarkeit der Blüthen wirkt das Untertauchen unter Wasser auf die Blüthen von *Lycium barbarum*, *Centaurea Cyanus*, *Aster novi Belgii*, *Zinnia elegans*.

Zur näheren Begründung der bezeichneten Fälle mögen folgende Beispiele dienen.

Mit Blüthenständen versehene Laubstengel von *Achillea Millefolium* wurden unter Wasser getaucht und über Nacht (durch 14 Stunden) so belassen. Herausgenommen und mit den frisch angeschnittenen Stengeln ins Wasser gestellt, hielten sich die Blüthen so lange wie nicht untergetaucht gewesene. Nach dreitägigem Stehen an der Luft ergab sich zwischen beiden Versuchssprossen keinerlei Unterschied.

Ein Gleiches zeigten mit Blüthen besetzte Laubsprosse von *Galium Mollugo*.

Ein Spross von *Silene inflata* mit eben geöffneten Blüthen wurde unter Wasser getaucht und mit einem gleichen Zweig, der bloss mit dem abgeschnittenen Stengelende im Wasser sich befand, stehen gelassen. Die Blüthen blieben 14 Stunden unter Wasser, ohne dass eine sichtliche Veränderung sich eingestellt hätte. Aus dem Wasser herausgenommen und mit dem Vergleichsspross völlig gleich gehalten, zeigte sich, dass nach 24 Stunden die Corollen der untergetaucht gewesenen Blüthen noch unverändert waren, während die Blüthenblätter am Vergleichssprosse sich bereits nach innen eingerollt hatten, was an den ersteren erst nach weiteren 24 Stunden eintrat. Die Verschrumpfung der Corollen trat in beiden Fällen anscheinend gleichzeitig, nämlich nach drei Tagen ein.

Es wurden zwei gleich alte und gleich aussehende Blüthenköpfe einer rothblühenden gefüllten Georgine, von denen einer

durch 10 Stunden unter Wasser stand, der andere bloss mit dem Stengelende ins Wasser tauchte, mit einander verglichen. An ersterem fielen einige Randblüthen alsbald ab, sonst verhielt sich derselbe, nachdem er aus dem Wasser genommen wurde, ganz so wie der nicht untergetaucht gewesene. Bei Wiederholung des Versuches erhielt sich die benetzt gewesene Blüthe sogar um etwa einen Tag länger, als die unbenetzt gebliebene.

An der Grenze zwischen dem regelmässigen Falle und dem zweiten obengenannten steht die Sonnenblume (*Helianthus annuus*).

Einige frische Laubblätter derselben wurden mit isolirten, frisch aus den Blumenköpfen herausgenommenen Blüthen durch 10 Stunden unter Wasser stehen gelassen. Aus dem Wasser genommen zeigte sich, dass die Laubblätter über Nacht (in 14 Stunden) vertrockneten (frische, nicht untergetauchte Blätter, welche vergleichshalber neben dieselben hingelegt wurden, erschlafften bloss), während die Corollen fast ganz frisch erschienen. Doch zeigte sich im Vergleiche mit frischen nicht untergetaucht gewesenen Blättern ein kleiner Unterschied; letztere erschienen merklich turgescenter.

Blüthensprosse von *Lamium maculatum* blieben sechs Stunden unter Wasser. Herausgenommen verhielten sich die Blüthen genau so wie nicht untergetaucht gewesene. Bei 8—10stündigem Verweilen im Wasser welkten sie gleichzeitig oder etwas früher als normal gebliebene. Wurden die Blüthen aber durch 20—24 Stunden unter Wasser gehalten, so nahmen sie eine deutlich wahrnehmbare Transparenz an und welkten dann merklich rascher als die unbenetzt gelassenen.

Noch deutlicher zeigte sich die Einwirkung des Wassers auf die Blüthen von *Antirrhinum majus*. Lässt man die Blüthen 1—9 Stunden unter Wasser, so welken sie nicht früher als trocken belassen. Über diese Zeit hinaus macht sich der Einfluss des Wassers schon bemerkbar. Namentlich wenn man das Wasser 24 Stunden einwirken lässt, tritt das frühzeitige Welken sehr scharf hervor. Die Corollen werden bei so lange andauernder Wirkung des Wassers ganz transparent, in Folge aussergewöhnlich hoher Turgescenz hart, auffällig elastisch. Bei noch nicht völlig entwickelten Corollen tritt der Unterschied bei weitem nicht so klar hervor.

Durch 10 Stunden unter Wasser gehaltene Blüthen von *Cornus alba* erhielten sich 4—5 Tagen frisch, dann lösten sich die sichtlich gewelkten Corollblätter ab. Blüthen von trocken gehaltenen, mit dem Stengel in Wasser gestellten Sprossen blieben 6—9 Tage unverändert; dann erst trat Welken und Ablösung ein.

Über die Blüthe von *Lycium barbarum* ist schon oben[1] berichtet worden, dass sie an der Luft sich rasch entfärben und vertrocknen, auch im feuchten Raume sich nicht lange halten, während, wenn sie unter Wasser getaucht werden, sich nicht nur die Blüthenfarbe, sondern auch der Turgor der Corollen auffallend lange erhält. Es ist noch zu bemerken, dass benetzte oder untergetauchte Corollen weit geöffnet sind und die Kronzipfel in Folge relativ stärkerer Turgescenz der gegen das Innere der Blüthe gewendeten Gewebsparthien der Corollenblätter stark nach hinten geschlagen sind, was das Geöffnetbleiben begünstigt.

Unter Wasser getauchte Blüthenköpfe von *Centaurea cyanus* verhalten sich ähnlich so. Auch hier erhält sich die Blüthenfarbe länger und das Verwelken der Corollen stellt sich um 1—2 Tage später ein als bei unbenetzt gebliebenen Blüthen: An abgeschnittenen und mit den Stengelenden ins Wasser gestellten Sprossen verfärben sich die Blüthen in 1—3 Tagen vollständig, sie erscheinen schmutzigweiss, während untergetauchte Blüthen nach Ablauf dieser Zeit an Färbung anscheinend noch nichts eingebüsst haben. Auch hier ist, wie bei *Lycium barbarum*, der Blüthenfarbstoff Anthokyan, nebenher tritt aber ein durch Alkalien sich gelb färbender Stoff auf, so dass die Corollen mit Alkalien behandelt, nicht wie *Lycium*-Blüthen blau, sondern grün werden.

Die Blüthen der Zinnien behalten ihre Farbe, wenn sie unter Wasser getaucht sind, durch acht Tage, und wenn das Wasser täglich erneuert wurde, noch länger, während an abgeschnittenen, trocken gehaltenen Blüthen sich in 1—2 Tagen jene Verfärbungen einstellen, welche oben[2] genau beschrieben wurden.

Ich habe schon oben (p. 225) den Nachweis geführt, dass das Verschwinden des Wassers aus der Blüthe nicht die Ursache der Verfärbung desselben sein könne, denn im absolut feuchten

[1] Anmerkung auf p. 225.

[2] S. p. 219.

Raume verfärbt sich die Blüthe gleichfalls rasch, auch behalten manche Blüthen, z. B. die *Zinnia*, die Kornblume etc. nach raschem Trocknen ihre Farbe. Ich habe nun zu entscheiden versucht, ob die Zerstörung des Pigmentes nicht auf einer Oxydation beruhe. Da das Sauerstoffquantum, welches den Blüthen durch die Luft zugeführt wird, ein weitaus grösseres ist als jenes, welches den unter Wasser getauchten Blüthen in Form eines absorbirten Gases geboten wird, so könnte die conservirende Wirkung des Wassers gegenüber den genannten Blüthen auf einer schwächeren Oxydation des Pigments beruhen.

Um dies zu prüfen wurden frische Blüthen von *Centaurea Cyanus* in einer flachen Schale unter Wasser (Hochquellenwasser) getaucht. Eine andere Partie frischer Blüthen wurde unter Wasser versenkt, nachdem dasselbe durch Kochen seines absorbirten Sauerstoffs beraubt wurde. Selbstverständlich wurden die Blüthen erst nach erfolgter Abkühlung des Wassers eingeführt. Um den Sauerstoff auszuschliessen, erfolgte die Aufstellung der Blüthen in Eprouvetten über Quecksilber. Endlich wurden noch Blüthensprosse, die mit dem Schnittende in Wasser tauchten, in den Vergleich einbezogen.

Nach zwei Tagen waren die Blüthen der mit der Luft in Berührung gestandenen Sprosse entfärbt (weiss). Die unter gewöhnliches Wasser getauchten Blüthen begannen am sechsten Tage sich zu entfärben, die unter sauerstofffreigemachten Wasser aufbewahrten Blüthen waren nach zehn Tagen noch blau, die Färbung wurde aber immer blässer und blässer, offenbar in Folge langsamer Diffusion des Farbstoffes aus der Blüthe.

Nach diesem Versuche, der mit gleichem Erfolge mehrmals wiederholt wurde, ist nicht daran zu zweifeln, dass das Verschwinden des Anthokyans aus den Blüthen der genannten Pflanzen auf Oxydation zurückzuführen ist. Freilich ist mit Rücksicht auf den Umstand, dass manche anthokyanhältige Blüthen ihre Farbe unverändert erhalten, zu erwägen, ob nicht in unseren Fällen neben dem Anthokyan leicht oxydirbare Substanzen in den Zellen auftreten, welche erst in Folge ihrer Oxydation das Pigment zerstören.

Unter Wasser getauchte Blüthen von *Aster novi Belgii* halten sich nach etwa 10stündiger Einwirkung der Flüssigkeit etwas

länger frisch als normale. Selbst verwelkende und in Folge des Wasserverlustes (nach innen) eingerollte Blüthen nehmen unter Wasser getaucht das normale Aussehen an und halten sich merklich länger als abgeschnitten und unbenetzt gebliebene.

Aus den mitgetheilten Beobachtungen ist ersichtlich, dass es Blüthen gibt, welche nach der Benetzung mit Wasser ein ähnliches Verhalten darbieten wie benetzte und dem Welken ausgesetzte Blätter. Am deutlichsten lehren dies die Corollen von *Antirrhinum majus*.

Offenbar tritt bei diesen und wahrscheinlich bei allen Blüthen in Folge des Benetzens mit Wasser derselbe Process ein, wie bei den Blättern und nur dem Grade nach ergibt sich ein Unterschied.

Die wohl immer vorhandenen, in einzelnen Fällen *(Antirrhinum majus, Aster novi Belgii)* leicht wahrnehmbaren Turgorsteigerungen in den Blumenblättern, stellen die Aufnahme von Wasser seitens der peripheren Gewebe der Corollen ausser Zweifel. Die Menge des von den Blüthen von aussen aufgenommenen Wassers wird aber im Allgemeinen eine weitaus geringere sein als bei Laubblättern, und zwar aus zweierlei Gründen: Erstlich weil die absorbirende Fläche sich bei den Corollblättern auf das Epithel beschränkt, während bei den Laubblättern noch die relativ weit aus grössere Fläche der Intercellularen des Schwammparenchyms mitwirkt. Zweitens aber dürfte die Fähigkeit der die Intercellularen des Schwammparenchyms begrenzenden Parenchymzellen Wasser zu absorbiren, grösser sein, als die der Blüthenepithelialzellen, welche ja mit einer Cuticula versehen sind.

Die Aufnahme tropfbaren Wassers von aussen ist also bei Blüthenblättern im Allgemeinen weitaus geringer als bei Laubblättern. Aber auch die Quellung der Zellhäute, welche zu einer Erweiterung der Wasserwege führt, geht im benetzten Blüthenblatt in den oben angeführten Fällen nicht so weit, wie im benetzten Laubblatt. Desshalb sind die Wasserverluste beim Transspiriren benetzter Blüthen geringer als bei benetzten Laubblättern. Es wird also von den benetzten Blüthenblättern weniger Wasser aufgenommen und die Widerstände für den Austritt des Wassers sind grössere als beim Laubblatt. Und so erklärt es sich, warum die Blüthen vieler Pflanzen nach der Benetzung nicht früher welken als unbenetzt gebliebene und warum die benetzt gewesenen Blüthen anderer

Pflanzen (*Antirrhinum majus* etc.) sich bezüglich des Welkens wieder dem Verhalten benetzt gewesener Laubblätter nähern.

Aber auch das anscheinend widersprechende Verhalten der Blüthen von *Aster*, *Centaurea* und *Lycium* erklärt sich in einfacher Weise. Offenbar wird hier von den benetzten Blüthen Wasser aufgenommen, aber mit grosser Kraft festgehalten, so dass der Contact mit Wasser conservirend wirkt. Merkwürdigerweise combinirt sich bei den beiden zuletzt genannten Pflanzen die Erhaltung des Turgors noch mit der conservirenden Wirkung des Wassers gegenüber dem Pigment der Blüthe.

So wie die Benetzung der Blätter deren Transspiration fördert und somit den Stoffwechsel beschleunigt, so dürfte auch die Benetzung der Blüthen diesen und somit auch der Pflanze zu Gute kommen. Es wird der Blüthe etwas Wasser zugeführt und dadurch, wenigstens in gewissen Fällen, das Frischbleiben verlängert. Es ist kaum zu bezweifeln, dass durch die Wasseraufnahme seitens der Blüthenblätter deren Transspiration — wenn auch in geringem Grade — befördert wird. Diese Förderung der Verdunstung mag bei jenen Gewächsen, bei welchen das Öffnen der Blüthen auf einer durch Wasserabgabe vermittelten Turgoränderung beruht, diesen Process begünstigen.

Mit Rücksicht auf die vorgeführten Thatsachen darf ausgesprochen werden, dass die benetzten Blüthen im Vergleiche zu benetzten Laubblättern nur graduelle Unterschiede darbieten. Die Blüthenblätter repräsentiren in der Regel das eine, die Laubblätter gewöhnlich das andere Extrem. Aber so wie es Blüthen gibt, welche sich in dem besprochenen Verhalten den Laubblättern nähern, so dürften andererseits Laubblätter existiren, welche gleich manchen Corollblättern durch vorhergehende Benetzung nur eine sehr geringe Beschleunigung des Welkens erkennen lassen. Weitere Versuche werden zu entscheiden haben, ob diese Vermuthung richtig ist. Es wird bei gehöriger Berücksichtigung des anatomischen Baues der Organe nicht schwierig sein, die in diesem Betrachte weiter zu prüfenden Pflanzen ausfindig zu machen.

Endlich sei noch erwähnt, dass wahrscheinlich alle Blüthen bei langandauernder Einwirkung des Wassers eine Beschleunigung des Welkens erfahren dürften. Es ist aber zunächst wegen

zu kurzer Lebensdauer der Blüthen schwer oder gar unmöglich dies zu entscheiden. Freilich hat dort, wo die Frage aus dem genannten Grunde nicht gelöst werden kann, die Sache in biologischer Beziehung kein weiteres Interesse.

Zusammenfassung der wichtigeren Resultate.

1. Bei der Mehrzahl der Pflanzen transspirirt das Laub stärker als die Blüthe und es welkt an abgeschnittenen oder überhaupt von unten her ungenügend mit Wasser versorgten Sprossen das Laub gewöhnlich früher als die Blüthe.

2. Abgeschnittene Blüthen welken in der Regel später als an abgeschnittenen belaubten Sprossen befindliche. Schliesst man die Transspiration des Laubes aus, so erhalten sich die Blüthen so frisch wie abgelöste, woraus sich ergibt, dass den Blüthen das Wasser durch die transspirirenden Blätter entzogen wird. Dieser Fall kommt auch an der bewurzelten Pflanze vor, wenn sie vom Boden her nicht oder nur ungenügend mit Wasser versorgt wird.

3. Auch jungen Sprossgipfeln und Blüthenstielen wird durch das ausgebildete Laub Wasser entzogen, wenn letzteres von untenher ungenügend mit Wasser versehen wird. Das Welkwerden der Blüthenstiele und jungen Sprossgipfel bewurzelter Pflanzen beruht meist auf Wasserentziehung durch das ausgebildete Laub und nicht auf directer Wasserabgabe. So erklärt es sich, warum an abgeschnittenen Laubsprossen (z. B. an der Weinrebe) die Sprossgipfel selbst dann welken, wenn sie unter Wasser getaucht sind und die jungen Enden entblätterter Sprosse bewurzelter Pflanzen später welken als beblätterte.

Die Oberfläche der Blüthenblätter wird beim Eintrocknen stark reducirt; nicht selten um 50%, ähnlich wie die jungen Blätter. Diese Reduction beruht theils auf Aufhebung einer starken Turgordehnung, theils auf Contraction der Zellwände in Folge Verlust an Imbibitionswasser. In vielen Fällen ist mehr als die Hälfte der Oberflächenverkleinerung auf Aufhebung der Turgordehnung zu stellen. Ähnliches gilt auch für Laubblätter.

5. Das Öffnen vieler Blüthen beruht auf Transspiration und kann durch den genannten umgekehrten Transspirationsstrom begünstigt werden.

6. Wie Friedr. Haberlandt und Böhm fanden, welken und trocknen abgeschnittene und eine Zeit unter Wasser gehaltene Blätter an der Luft rascher als unbenetzt gebliebene. Untergetaucht gewesene und hierauf erst abgeschnittene Blätter und Sprosse welken gleichfalls rascher als abgeschnittene und unbenetzt gebliebene Blätter und Sprosse. Da aber untergetauchte und mit der Pflanze in Verbindung gebliebene Blätter und Sprosse sich turgescent erhalten, wenn ihnen nur genügend Wasser von unten zugeleitet wird, so folgt, dass die Benetzung der Sprosse deren Transspiration und Wasserleitung befördert.

7. Die Blätter nehmen in der Regel mehr Wasser mittelst der Unterseite als mittelst der Oberseite auf. Aber selbst Blätter, wie die von Cyclamen, welche oberseits gar keine Spaltöffnungen führen, haben die Fähigkeit Wasser von aussen aufzunehmen. Thau und Regen führen direct der Pflanze nicht viel Wasser zu, da hauptsächlich die schwach saugenden Oberseiten der Blätter durch die atmosphärischen Niederschläge benetzt werden. Beide begünstigen aber die Transspiration nach Aufhören des Benetztseins. Diese Förderung der Transspiration kömmt aber der Pflanze nur zu Gute, wenn sie im Boden genügende Quantitäten von Wasser findet, wesshalb unter Umständen der Thaufall ungünstig auf die Pflanzen wirken kann. Bei stark welkenden Pflanzen treten Lageänderungen des Laubes ein, welche eine Benetzung der unteren Blattseiten ermöglichen. Welkende Pflanzen nehmen desshalb bei Regenfall reichlich direct Wasser durch die Blätter auf.

8. Die verstärkte Transspiration und Wasserleitung benetzt gewesener Organe hat ihren Grund in einer Veränderung der Membran jener Zellen, welche direct mit dem Wasser in Berührung kommen. Die Membranen quellen und so werden durch Erweiterung der Wasserwege die Transspirationswiderstände vermindert. Bei verminderter Leitungsfähigkeit (z. B. bei abgeschnittenen Blättern) tritt desshalb rasch eine Vertrocknung der benetzt gewesenen Organe ein.

9. Untergetaucht gewesene Blüthen verhalten sich im Wesentlichen ähnlich so wie untergetaucht gewesene Blätter; es herrscht aber ein auffälliger, gradueller Unterschied zwischen beiden, so zwar, dass die meisten Blüthen nach erfolgtem Untertauchen an der Luft ihre volle Frische behalten und manche sogar in Folge secundärer Umstände sich noch länger als unbenetzt gebliebene Blüthen frisch und turgescent erhalten.

Der vorstehenden Abhandlung liegt eine grosse Zahl von Versuchen zu Grunde, von welchen ich, um dieser Schrift keine ungebührliche Länge zu geben, nur sehr wenige direct aufgeführt und im Übrigen auf die gleichsinnigen nur hingewiesen habe. Ich hatte mich bei der Durchführung vieler Experimente, auf die ich mich in dieser Arbeit bezog, der werkthätigen Mithilfe des Herrn Dr. Molisch, Assistenten, und des Herrn Richard von Wettstein, Eleven des pflanzenphysiologischen Institutes der Universität, zu erfreuen und spreche beiden Herren hiefür meinen besten Dank aus.
